

В.П. Андреев
С.А. Павлович
Н.В. Павлович

БИОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ



Минск
«Вышэйшая школа»

УДК 57(038)

ББК 28я2

А65

Рецензент: член-корреспондент Национальной академии наук Беларуси, доктор биологических наук, заведующий кафедрой медицинской биологии и общей генетики Витебского государственного медицинского университета, профессор *О.-Я. Л. Бекиш*

Все права на данное издание защищены. Воспроизведение всей книги или любой ее части не может быть осуществлено без разрешения издательства

Андреев, В.П.

А65 Биологический словарь / В. П. Андреев, С. А. Павлович, Н. В. Павлович. – Минск : Выш. шк., 2011. – 336 с. : ил.
ISBN 978-985-06-1893-1.

Представлено более 1500 терминов и понятий, охватывающих все разделы биологии.

Отражены новейшие сведения из области молекулярной биологии, цитологии, генетики, онтогенеза, физиологии, экологии, микробиологии, вирусологии, иммунологии.

Для абитуриентов, слушателей подготовительных отделений, студентов, преподавателей биологии в вузах, школах, гимназиях и лицеях.

УДК 57(038)

ББК 28я2

ISBN 978-985-06-1893-1

© Андреев В.П., Павлович С.А.,
Павлович Н.В., 2011

© Издательство «Вышэйшая школа», 2011

ПРЕДИСЛОВИЕ

В образовательных учреждениях Республики Беларусь в настоящее время формируется система вариативного обучения, основу которого составляют общие для всех требования в области биологического образования. Их реализация возможна только при наличии полного учебно-методического комплекса, включающего наряду с учебником и практикумом энциклопедический словарь. Он позволит учащимся освоить современную терминологию, основные гипотезы и теории, без чего невозможно раскрыть сущность закономерностей живой природы, ее процессов и явлений, сформировать научную картину мира.

Предлагаемый словарь включает широко применяющиеся в биологии термины с древнегреческими и латинскими корнями, а также большое число неологизмов, заимствованных из иностранных изданий по фундаментальным биологическим наукам, часто с измененным смыслом ранее принятых определений. К примеру, в генетике существенные изменения претерпели понятия «ген», «генотип», «геном», появились новые термины «праймер», «теломераза», «редактирование мРНК», «фактор транскрипции», «экспансия тринуклеотидных повторов», «геномный импринтинг», «генные сети», «ДНК-микрочипы», «эпигенетика» и многие другие, не нашедшие отражения в имеющейся справочной литературе.

Наряду с биологическими в словарь включены термины, понятия, суждения, умозаключения и мыслительные операции («анализ», «сравнение», «синтез», «абстрагирование», «обобщение»), без которых невозможно развитие интеллектуальных способностей учащихся. С учетом актуальности внутри- и межпредметных связей приводятся несколько десятков часто употребляемых в учебном процессе терминов и понятий из физиологии, иммунологии, экологии, психологии, кибернетики, философии, политологии, таких, как: «информация», «память», «язык», «сознание», «положительная и отрицательная обратная связь», «системный подход», «синергетика», «закон», «правило», «процесс», «теория», «гипотеза», «парадигма».

С учетом высоких требований к уровню биологических знаний у абитуриентов и студентов мы включили в словарь несколько мини-очерков о выдающихся отечественных и иностранных ученых, чей вклад в биологическую науку определил ее дальнейшее развитие. Предлагаемый словарь хорошо иллюстрирован рисунками, графиками, схемами. Следует отметить, что при его подготовке авторы в большой степени ориентировались на потребности учителей общеобразовательных учебных заведений. Они и их ученики найдут в словаре ответы на десятки вопросов централизованного тестирования.

Самостоятельное изучение абитуриентами и студентами настоящего словаря может существенно сократить для них аудиторную нагрузку. Более того, энциклопедический характер изложения многих учебных тем позволит использовать словарь для написания докладов и рефератов по биологии. Выражаем надежду, что его содержание будет востребовано слушателями подготовительных отделений, студентами и преподавателями биологии и смежных с нею предметов в вузах, школах, гимназиях и лицеях.

Авторы

А

А-, перед гласными – **ан...** (*греч.* а и an) – приставки, выражающие отрицание (отсутствие чего-то).

Аберра́ция (*лат.* aberratio – искажение) – отклонения в строении или функции от нормы (естественного образа). В частности, изменение линейной структуры хромосом, вызванное их разрывом или частичным удвоением, называют *хромосомными аберрациями*.

Абиогене́з – гипотеза о происхождении живого из неживого.

Абиотические факторы (*греч.* а bioticos – неживой) – экологические факторы неживой природы, прямо или косвенно влияющие на организмы. Основными абиотическими факторами являются свет, температура, вода, воздух, атмосферное давление, радиоактивное излучение, минеральные вещества, рельеф. Наиболее важным из абиотических факторов является климат. От него зависит тип растительности в данной местности, а растительность определяет животный мир и весь облик сообщества. Климат связан в первую очередь с поступлением солнечной энергии.

Абориге́н (*лат.* aborigenes от ab origine – от начала) – коренной обитатель региона.

Абсо́рбция (*лат.* absorbeo – поглощаю) – поглощение газа или растворенного вещества жидкостью или твердым телом (*сорбентами*); процесс абсорбции газов жидкостями, в частности, иллюстрирует газообмен между водным организмом и средой.

Абсорбционный спектр – спектр световых волн, поглощаемых определенным пигментом.

Абстраги́рование (*лат.* abstractio – отвлечение) – логическая операция, основанная на мысленном отвлечении от второстепенного и определении наиболее существенного признака у исследуемых объектов. Например, сравнение рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих позволило выделить общий, главенствующий для них признак – наличие позвоночника. На основании этого в типе «Хордовые» выделен подтип «Позвоночные».

Абсцисса (лат. abscissa – отрезанная) – значение величины *независимой* переменной. Это – «известное количество», т.е. переменная, значения которой выбираются экспериментатором. Величины *независимой* переменной несет горизонтальная ось (*ось «х»*) графика.

Австралопитеки (лат. australis – южный, греч. pithekos – обезьяна) – ископаемые человекообразные приматы, передвигающиеся на двух ногах. Костные остатки приматов найдены в Южной и Восточной Африке. Длина тела у них составляла 120–130 см, масса – 30–40 кг, объем мозга – 500–600 см³. Обитали в саванне около 3 млн лет тому назад. Наиболее прогрессивные австралопитеки, начав изготовление орудий труда, создали самую раннюю культуру каменного века. Включены в семейство гоминид.

Авто... (греч. autos – сам, само) – основа сложных слов, соответствующая по значению «свой», «собственный», «автоматический».

Автолиз (греч. autos – сам, само, lisis – разложение, распад) – растворение тканей, клеток, их веществ под действием собственных ферментов организма.

Автономизация онтогенеза, или его канализация (греч. autos – сам, само, nomos – закономерность) – главное направление эволюции онтогенеза; процесс повышения устойчивости индивидуального развития в целом, при котором организм постепенно «освобождается» от влияния случайных кратковременных изменений внешних факторов, переходя на режим внутренней самообеспеченности. Иллюстрацией этого, например, может быть автономизация онтогенеза у теплокровных животных при широких колебаниях температуры. Напротив, у холоднокровных процесс развития в условиях низких температур задерживается или становится невозможным. Главным действующим агентом автономизации онтогенеза является естественный отбор, выступающий в виде канализирующего отбора, который определяет возникновение «стандартного» фенотипа в самых разнообразных колеблющихся условиях окружающей среды.

Автополиплоидия (греч. autos – сам, само, polyploos – многократный, eidos – вид) – наследственное изменение, заключающееся в кратном увеличении числа наборов хромосом одного и того же вида.

Авторадиография (греч. autos – сам, само) – способ регистрации альфа- и бета-излучений, основанный на фотохими-

ческом действии ионизирующих излучений. Широко используется в биологии и медицине для установления месторасположения меченых радиоактивных изотопов в клетке или ткани. Пленка с чувствительной к радиоактивному излучению эмульсией накладывается на исследуемую поверхность. Места почернения на пленке после проявления соответствуют локализации радиоактивных частиц.

Автохто́ны, абориге́ны (греч. *autochthon* – местный, коренной) – виды организмов, которые со времени своего становления обитают в данной местности; организмы, составляющие исконное ядро ее обитателей.

Аг... – приставка, означающая приближение.

Агглютина́ция (лат. *agglutination* – склеивание) – выпадение в осадок «склеенных» антителами бактерий, эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, клеток тканей, а также любых других корпускул с адсорбированными на них антителами. Антитела, вызывающие реакцию агглютинации, называют *агглютининами*. Агглютинины обычно уточняют по тем клеткам, которые агглютинируются (*гемагглютинины, лейкоагглютинины* и пр.). Реакцию агглютинации обычно используют для установления видовой принадлежности микроорганизмов, выделенных от больных и бактерионосителей, наличия антител в сыворотке крови инфекционных больных, а также при определении группы крови и резус-фактора.

Агглютиноге́н(ы) (лат. *agglutination* – склеивание) – любой агент, вызывающий агглютинацию (склеивание).

Агенези́я (греч. *a* – отрицание, *genesis* – развитие) – отсутствие органа, части органа, части тела.

Агрега́ция (лат. *aggregare* – присоединять) – объединение, суммирование каких-либо однородных объектов, например скопления (*агрегации*) животных; после повреждения кровеносного сосуда – объединение тромбоцитов с образованием тромбоцитарной «пробки».

Агрессия (лат. *aggressio* – нападение) – любая форма поведения человека, причиняющая другим людям моральную травму (жесткие слова, сплетни, козни, интриги) или физический ущерб любому живому существу. В этологии этот термин обозначает злость, злобу, ненависть, ярость, которые обычно проявляются в нападениях (*определение К. Лоренца в книге «Злоба: естественная история агрессивного поведения»*).

Агро... (греч. *agros* – поле) – часть сложных слов, обозначающая «сельскохозяйственный».

Агробиоцено́з (греч. agros – поле, биоценоз – сообщество) – искусственно созданные человеком экосистемы (*поля, парки, сады, огороды, лесные посадки*) для получения сельскохозяйственной продукции. Агроценоз обладает малой экологической надежностью, так как не способен самовосстанавливаться и саморегулироваться, но характеризуется высокой урожайностью. Как правило, в агроценозе культивируется один или два вида растений, поэтому отсутствуют взаимосвязи между организмами, необходимые для устойчивости сообщества. Основная часть питательных веществ постоянно выносятся из экосистемы в качестве урожая и круговорот веществ не осуществляется.

Ад... (лат. ad – к) – приставка, обозначающая «по направлению к».

Адапта́ция (лат. adaptatio – приспособление) – комплекс морфофизиологических, поведенческих и информационно-биоценологических видовых особенностей организмов в популяциях, обеспечивающий успех в конкуренции за выживание. Способность к адаптации имеет огромное значение для человека, позволяя ему переносить резкие изменения в окружающей среде, приспосабливаться к физическим, эмоциональным и информационным нагрузкам. Благодаря адаптации поддерживается постоянство внутренней среды организма (*гомеостаз*). В физиологии и медицине адаптацией нередко обозначают обычный процесс привыкания (например, привыкание рецепторов).

Адаптивный мутагенез – механизм, генерирующий у бактерий в условиях стресса множественные спонтанные мутации. Отмечается, например, в среде, где нет необходимых для них субстратов. В таких условиях гипермутагенез возрастает до 100–200 раз. При этом у мутирующих бактерий синтезируется четвертая ДНК-зависимая ДНК-полимераза, отличающаяся низкой точностью копирования ДНК, и одновременно включается механизм ее репарации.

Адгезия (лат. adhaesio – прилипание) – способность клеток избирательно прикрепляться друг к другу или к элементам внеклеточного матрикса. Клетки узнают друг друга по олигосахаридным «хвостам» – небольшим цепочкам или разветвленным структурам, состоящим из сахаров, прикрепленных к белкам плазматических мембран. Такие мембранные гликопротеины – сильные антигены. Это важно знать при определении совме-

стимости тканей и клеток при их трансплантации или переливании крови, эритроциты которой тоже различаются олигосахаридными «хвостами». При ранениях происходит адгезия тромбоцитов к краям поврежденных сосудов, что сопровождается их агрегацией и образованием тромбоцитарной «пробки».

Аддитивность (лат. additio – прибавление) – тип отношений между целым и его частями, при котором свойства целого полностью определяются свойствами частей. Например, аддитивность полимерных генов означает, что их совместное действие равно сумме действия отдельных генов. Отношение аддитивности часто выражают формулой «целое равно сумме частей». Целое, все свойства которого аддитивны, называют *суммативным целым*. В сложных целостных объектах, наряду с аддитивными, имеются и неаддитивные свойства (*их часто называют эмерджентными*). Наличие неаддитивности выражается формулой «целое больше суммы частей». В научном познании при изучении неаддитивных свойств широко применяют методы системного подхода.

Адекватность (лат. adaequatus – приравненный, равный) – соответствие, соразмерность, точность. В теории познания термин служит для обозначения верного воспроизведения представлений, понятий и суждений в отношении действительности. В этом смысле слово «истина» определяется как адекватность мышления реальности. В биологии различают адекватные и неадекватные (несоразмерные) раздражители.

Аденин – пуриновое азотистое основание. Содержится в составе ДНК и РНК, а также АМФ, АДФ, АТФ и других химических соединений.

Аденозин – нуклеозид, состоящий из пуринового основания аденина и углевода *рибозы*. Обнаружен во всех живых клетках в составе РНК и некоторых коферментов (АДФ, АТФ, НАД, НАДФ, КоА, ФАД).

Аденозиндифосфат (АДФ) – нуклеотид, образованный аденозином и двумя остатками фосфорной кислоты. АДФ, как и АТФ, участвует в энергетическом обмене организмов.

Аденозинтрифосфат (АТФ) – макроэргическое соединение, нуклеотидный кофермент, состоящий из пуринового основания аденина, моносахарида *рибозы* и трех остатков фосфорной кислоты. Главный носитель химической энергии в клетках всех живых существ. Энергия запасена в химических

связях остатков фосфорной кислоты. Освобождение энергии происходит под действием специфических ферментов при отщеплении остатка фосфорной кислоты ($АТФ \rightarrow АДФ + Ф + \text{энергия}$), которая расходуется на мышечное сокращение и многие другие физиологические и биосинтетические процессы.

Адолеска́рий (лат. *adolescere* – подрастать) – последняя неподвижная личиночная стадия печеночного сосальщика, развивающаяся из церкария, вышедшего в воду из промежуточного хозяина (*моллюска*). Попадая в организм животных и человека, адолескарий развивается в половозрелого червя (*фасциолу*).

Адсо́рбция (лат. *adsorbeo* – поглощаю на) – поглощение газов, паров или растворенных веществ поверхностью твердого тела или жидкости. Тело, на поверхности которого происходит адсорбция, называют *адсорбентом*, адсорбируемое вещество – *адсорбтивом* или *адсорбатом*. Практическое значение адсорбционных явлений очень велико. Адсорбция является начальной стадией процесса поглощения любых веществ клетками и тканями. С адсорбцией тесно связаны также процессы взаимодействия ферментов с субстратами, антител с антигенами, поляризации и деполяризации биологических мембран. Ряд адсорбентов (*уголь, каолин, гидрооксид железа, ионообменные смолы* и др.) применяют как противоядия для связывания ядов и токсинов, попавших в желудочно-кишечный тракт, а также для адсорбции кишечных газов при метеоризме.

Аза – суффикс, которым заканчиваются названия ферментов. За давно открытыми ферментами сохранены традиционные названия: *пепсин, трипсин, тромбин* и др.

Азот – один из главных биогенных элементов. Так же как и углерод, является незаменимым элементом, входящим в состав живого вещества. Основные запасы элемента сосредоточены в атмосфере в виде газообразного азота (78%).

Азотистые основания – ароматические гетероциклические соединения, производные пиримидина или пурина. Пять соединений этого класса являются основными структурными компонентами нуклеиновых кислот, общими для всей живой материи (рис. 1).

Ак... – приставка, означающая приближение, нахождение около.

Аквапо́рины (каналы водные) – молекулы водных каналов в мембранах. Белок аквапорин ускоряет свободное движе-

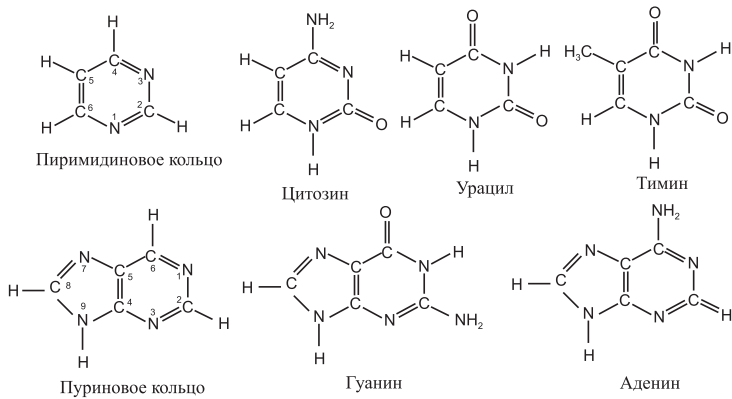


Рис. 1. Химическое строение азотистых оснований производных пиримидина и пурина в составе молекул РНК (урацил, цитозин, аденин, гуанин) и ДНК (тимин, цитозин, аденин, гуанин)

ние воды в целом ряде секреторных клеток, где перемещение ее молекул через липидный бислой мембран затруднено и не обеспечивает нормального функционирования тканей. Известны пять типов аквапоринов, формирующих водные каналы. Аквапорин 1 – экспрессируется в эритроцитах, проксимальных извитых канальцах и петле Генле нефрона, тканях глаза; аквапорин 2 – формирует каналы в собирательных трубках почки; аквапорин 3 – образует водные каналы в клетках печени, поджелудочной железы, кишечника, селезенки, простаты; аквапорин 4 – экспрессируется в клетках сосудистого сплетения мозга; аквапорин 5 – транспортирует воду в слезных и слюнных железах.

Аккомодация (лат. *accomodatio* – приспособление) – процесс приспособления возбудимой ткани к медленно нарастающей силе раздражения, проявляющийся постепенным снижением ее возбудимости. В медицине термин чаще используется для описания механизма фокусировки изображения предмета на сетчатке глаза и ясного видения объектов, находящихся на любых расстояниях.

Акросома (греч. *akron* – вершина, *soma* – тело) – органоид сперматозоида, расположенный на вершине его головки, ферменты которого обеспечивают растворение оболочки яйцеклетки. Образуется из элементов комплекса Гольджи.

Акселерация, акцелерация (лат. *acceleratio* – ускорение) – 1) в биологии развития – ускорение формирования отдельных частей зародыша на определенной стадии развития; 2) в антропологии – ускорение роста и полового созревания детей и подростков, отмечаемое со второй половины XIX в.

Аксио́ма (греч. *axiōma* – удостоенное, принятое положение) – положение, принимаемое в качестве истинного без логического доказательства в силу непосредственной убедительности.

Аксиомы биологии – аксиомы жизни и жизнедеятельности организмов.

Первая аксиома – единство фенотипа и генотипа как программа самовоспроизведения и самоподдержания – передается организмам из поколения в поколение. В земных условиях основу генотипа составляют нуклеиновые кислоты, а фенотипа – белки.

Вторая аксиома – постулирует матричное копирование жизненных процессов. Новая ДНК копируется на матрице старой; мРНК – на матрице ДНК; полипептидная цепь, образующая белок, – на матрице мРНК. Ген будущего поколения использует матрицу гена предыдущего поколения.

Третья аксиома – в процессе передачи генетической информации из поколения в поколение происходит случайная (ненаправленная) изменчивость исходного генетического материала (возникают безразличные, вредные и полезные мутации).

Четвертая аксиома – при становлении фенотипов случайные изменения генетической информации многократно усиливаются и подвергаются естественному отбору. Эта аксиома постулирует, что естественный отбор действует, прежде всего, на фенотипы, в которых каждое изменение усиливается в триллионы раз (Н.В. Тимофеев-Ресовский). Допустим, клетка, носительница мутантного гена, в процессе роста и развития дала потомство 10^{15} особей и соответственно в популяции резко умножились ее мутантные гены. Если предположить, что каждый из них производит 100 молекул мРНК, а на каждой молекуле мРНК синтезируется 100 молекул фермента то можно считать, что фермент работает в реакции со скоростью 10^4 актов/мин. Умножив все эти вероятности, получим невероятное число $10^{15} \times 10^2 \times 10^2 \times 10^4 = 10^{23}$ в переходе квантового эффекта мутации гена от микроуровня к макроуровню.

Аксóн (греч. *axōn* – ось) – длинный отросток нервной клетки, проводящий возбуждение от тела клетки к другим нейронам или к периферическим органам.

Аксонёма (греч. акхон – ось, пема – нить) – структура из микротрубочек в ресничке или жгутике.

Аксостиль – пучок из тесно прилегающих друг к другу микротрубочек у паразитических жгутиконосцев.

Активация аминокислоты (лат. *activus* – деятельный) – образование эфирной связи между карбоксильной группой аминокислоты и гидроксильной группой ее тРНК. Присоединение аминокислот к тРНК катализируют ферменты – аминоацил-тРНК-синтетазы. В клетке имеется не менее 20 различных видов этих ферментов, каждый из которых присоединяет определенную аминокислоту к строго соответствующей тРНК. Таким образом, аминоацил-тРНК-синтетазы являются связывающим звеном между геном (*генетической информацией*) и структурой аминокислот, участвующих в биосинтезе конкретного белка. Реакции протекают с затратой энергии АТФ.

Активность – целеустремленность, направленность. На уровне сознания человека выделяют психическую активность, на уровне тела – физическую, при взаимодействии его с другими людьми – социальную. Источником активности обычно является потребность – состояние, вынуждающее организм осуществлять целенаправленные действия для ее удовлетворения, в ходе которых важнейшая роль принадлежит обратной связи. Живой организм использует ее для коррекции своей целенаправленной активности ради получения полезного для организма результата.

Активный транспорт – транспорт ионов и субстратов через плазматическую мембрану, осуществляемый против концентрационного градиента или электрохимического потенциала с помощью особых белков – транспортных АТФаз («*двигателей*» *активного транспорта*), расщепляющих АТФ до АДФ. Таким способом через мембрану переносятся протоны в лизосомы (*протонный насос*) или неорганические ионы (*ионный насос*). С помощью протонных и ионных насосов создаются неравновесные состояния – электрохимические потенциалы. Они часто используются для того, чтобы осуществлять параллельный (*симпорт*) или антипараллельный (*антипорт*) транспорт и переносить различные субстраты против их концентрационных градиентов. Примером системы активного транспорта может служить так называемый $\text{Na}^+ \text{-} \text{K}^+$ -насос в клеточных мембранах нервных и мышечных клеток. $\text{Na}^+ \text{-} \text{K}^+$ -насос иначе называют $\text{Na}^+ \text{-} \text{K}^+ \text{-} \text{АТФазой}$, поскольку выкачивание из

клетки натрия и закачивание в нее калия сопряжено с гидролизом АТФ до АДФ. В этих клетках поддерживается высокая концентрация ионов калия (140 мМ) и низкая – ионов натрия (12 мМ), в то время как в крови и межклеточной жидкости соотношение этих концентраций обратное (соответственно 4 мМ и 145 мМ). Ионная проницаемость плазматических мембран и концентрационные градиенты калия и натрия создают на мембране разность электрических потенциалов в 50–70 мВ (плюс – снаружи клетки). На поддержание ионных градиентов в нервной ткани тратится около 30–40 % всей расходуемой организмом энергии.

Актиномицёты (греч. aktinos – луч, myketos – гриб), син. лучистые грибки – прокариоты, относящиеся к бактериям. Под люминесцентным микроскопом имеют вид крупных бацилл и длинных ветвистых нитей, напоминающих гифы плесневых грибов, среди которых разбросаны кокковидной формы экзоспоры. Размножаются делением клеток или гиф многочисленными поперечными перегородками с последующим распадом на фрагменты различной величины и формы или путем образования спор. Актиномицеты живут в почве, воде и на поверхности растений. Некоторые виды актиномицетов вызывают заболевания – *актиномикозы*. Актиномицеты являются основным источником антибиотиков.

Актуалистический подход – подход, при котором проблема рассматривается в ретроспективном плане на основе принципа актуализма.

Данный метод познания ввели в науку Д. Геттон и Ч. Лайель. Его суть заключена в афоризме: «Знание настоящего есть ключ к познанию прошлого». При этом делаются предположительные реконструкции давно прошедших событий на основе знаний свойств и законов современной жизни. Так, Н. Стенон (1638–1686), анатомируя голову гигантской акулы, обнаружил сходство ее зубов с ископаемыми окаменелостями в виде «треугольных камней», что позволило ему узнать в них зубы ее вымерших сородичей. Благодаря актуалистическому методу познания создана *теория происхождения жизни*.

Актуальность (лат. actualis – настоящий, современный) – важность, значительность чего-либо для настоящего момента, современность, злободневность.

Акцéптор (лат. acceptor – принимающий) – объект, принимающий на себя, собиратель.

Акцептор электронов – атом, захватывающий электрон, или вещество, которое принимает электроны, имеет сродство к ним или действует как окислитель. Например, кислород является акцептором электронов и протонов, образующихся в процессе клеточного дыхания.

Алармизм (*англ.* alarm – тревога) – экологическое общественное движение Запада, представленное партиями «зеленых», которые в 70-х гг. XX в. получили мощную поддержку населения, потребовав переосмысления развития промышленности и сельского хозяйства. Лозунгами «зеленых» тогда стали: «Не рубить лес», «Не строить химический завод», «Закрыть атомную электростанцию», «Не использовать минеральные удобрения и пестициды». В настоящее время партии «неозеленых» сменили лозунг «Назад к природе» на «Вперед к природе», призывая к производству экологически чистых товаров и продуктов.

Алгоритм (*лат.* транслитерация имени арабского математика аль-Хорезми) – одно из основных понятий математики и кибернетики (*науки об управлении*). Алгоритм – это программа решения задач, точно предписывающая последовательность выполнения всех процедур для получения результата, однозначно определяемого исходными данными. Наконец, план работы на день – тоже алгоритм.

Алкалоиды (*лат.* alcali – щелочь, *греч.* eidos – вид) – обширная группа азотсодержащих циклических соединений природного происхождения, обладающих свойствами оснований и физиологической активностью. Известно около 10 тыс. алкалоидов; особенно богаты ими растения из семейства бобовых, маковых, пасленовых, сложноцветных. Биологическая роль большинства алкалоидов окончательно не установлена. Некоторые из них (*кофеин, морфин, эфедрин*) широко применяются в медицине.

Алкаптонурия – аутосомно-рецессивный признак у человека, обусловленный отсутствием фермента – оксидазы гомогентизиновой кислоты. У гомозигот моча темнеет из-за окисления выделяемой с мочой гомогентизиновой кислоты. У взрослых гомозигот хрящевая ткань темнеет вследствие накопления пигмента – производного гомогентизиновой кислоты. Нередко пигментация хрящей сопровождается артритом. Отложение пигмента происходит также в ушных хрящах, связках, склере, в коже подмышечных впадин.

Алкилирование – введение в молекулы органических и неорганических соединений остатка насыщенного углеводорода – алкила, например метила (*метилование*), этила (*этилование*). Многие алкилирующие соединения (*этилметансульфонат*, *метилметансульфонат* и др.) обладают мощным мутагенным эффектом. Они имеют реакционные группы, которые могут образовывать ковалентные связи с азотистыми основаниями, входящими в ДНК.

Алкогóли – см. Спирты.

Алу – последовательности ДНК длиной около 300 пар нуклеотидов, обнаруженные только в геноме приматов и разрежаемые рестриктазой Alu. Alu-последовательности состоят из символов, соединенных по типу «голова-к-хвосту», размером 140 пн (*первый мономер*) и 170 пн (*второй мономер*). У человека имеется 300–600 тыс. копий этих последовательностей, что составляет 3–6 % генома.

Аллáнтоис (*греч.* allantoides – колбасовидный) – двухслойный внезародышевый орган у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, образован внезародышевыми энтодермой и мезодермой. Аллантаоис закладывается как вырост заднего отдела кишечной трубки зародыша. У человека аллантаоис рудиментарен, но участвует в формировании сосудистой сети плаценты. Его проксимальный отдел имеет отношение к образованию мочевого пузыря.

Аллéли (*греч.* allelon – взаимно) – формы состояния (разновидности) одного гена, каждая из которых ответственна за формирование какого-либо варианта одного и того же признака. У организмов, размножающихся половым путем, в генотипе может быть только два аллеля одного гена, по одному в каждой хромосоме. Каждый аллель в хромосоме занимает строго определенное место – локус. В ранних формулировках менделевской теории считалось, что ген имеет только две разновидности, однако в последующем оказалось, что ген может быть представлен одним, двумя, тремя и более аллелями. Если в генофонде вида обнаруживаются два аллельных варианта гена, то в этом случае принято говорить о диаллельной системе, если таких вариантов три и больше, то используется термин «множественный аллелизм». Различные аллели одного гена обозначают символами, чаще всего одной и той же буквой латинского алфавита: доминантный аллель – прописной буквой, рецессивный – строчной. Так, аллель, определяющий

карий цвет глаз, обозначают буквой «В», а аллель, ответственный за проявление голубой окраски, – «в»; четыре аллеля одного гена, определяющего черную, шиншилловую, гималайскую и белую окраску шерсти кролика, – буквами А, а^{ch}, а^h, а.

Аллели кодоминантные – аллели, совместно проявляющиеся в гетерозиготе, ни один из них не доминирует над другим.

Аллелопатия (греч. allelon – друг друга, pathos – страдание, влияние) – угнетение развития одного вида растений другим видом, вырабатывающим вещества-ингибиторы (фитонциды, антибиотики). В широком толковании понимается как отрицательное, так и положительное взаимодействие растений, которое является основой возникновения, развития и смены растительных сообществ.

Аллель – одно из состояний гена, возникшее за счет мутаций. Аллели одного гена отличаются по своему проявлению в фенотипе.

Аллель нормальный, *син.* аллель дикого типа – преобладающий, или доминантный, аллель популяции. Происходящие от него аллели с измененной структурой гена называют *мутантными*. У дрозофил в генофонде имеется 12 аллелей одного гена окраски глаз. Нормальный аллель обуславливает вишневый цвет глаз, другие (*мутантные*) – иные цвета и их оттенки.

Аллельная частота – для особей в популяции, несущих определенный аллель.

Аллельная эксклюзия, *син.* феномен аллельного исключения – экспрессия генов только на одной гомологичной хромосоме плазмочитов, продуцирующих антитела, что объясняет высокую специфичность их антигенсвязывающих центров.

Аллельные гены – пара генов, расположенная в идентичных локусах гомологичных хромосом. Обозначают одной и той же буквой: малой и большой.

Аллельные заболевания – клинически различные заболевания, обусловленные разными мутациями в одном и том же локусе (гене).

Аллена правило (правило пропорции) – у птиц и млекопитающих некоторых видов – обитателей холодных климатических зон – уши, хвосты, конечности и другие выступающие части тела короче, чем у близких им видов и подвидов в более теплых климатических зонах. Удлиненные выступающие части тела отдают больше тепла, короткие – уменьшают теплопотери.

Аллергены (греч. allos – другой, ergon – действие) – многочисленные вещества-агенты разнообразной природы и молеку-

лярной массы (*преимущественно 5–15 кД*), которые при повторном воздействии на организм вызывают целый ряд болезненных проявлений. По резервуару их образования все аллергены делят на экзоаллергены, попадающие в организм извне, и эндоаллергены, образующиеся в нем. Экзоаллергены по путям поступления и происхождения, в свою очередь, подразделяют на пять групп: ингаляционные (проникающие в органы дыхания), пищевые, лекарственные, промышленные, инфекционные.

Аллергия – повышенная или извращенная чувствительность организма (*гиперчувствительность*) к аллергену. По скорости проявления аллергия подразделяется на два типа – гиперчувствительность немедленного и замедленного типа, а по иммунологическому механизму – на четыре (*I, II, III, IV*). Первые три типа аллергии возникают в результате бурного взаимодействия антител с аллергеном, а в основе четвертого типа лежит извращенная реакция аллергена с активированными тимоцитами и макрофагами.

Алло... (*греч. allos – другой*) – часть сложных слов, соответствующая словам «иной», «неодинаковый», «инородный».

Аллогённый – генетически отличающийся, относящийся к тому же виду организм.

Аллопатрическое видообразование (*греч. allos, patris – родина*) – процесс видообразования, связанный с географической изоляцией.

Аллостерические ферменты (*греч. stereos – пространственный*) – белки-ферменты, которые меняют форму, когда присоединяют к себе некую сигнальную молекулу, например конечный продукт химической реакции. Аллостерическими могут быть не только ферменты, но и другие белки. У аллостерических ферментов кроме активного центра имеются один или несколько регуляторных центров. При этом в активации аллостерических ферментов принимают участие специфические эффекторы, периодически связывающиеся с ними.

Аллостерический эффект – изменение конформации активного сайта (*участка*) белковой молекулы за счет взаимодействия белка с молекулой эффектора.

Аллотрансплантат – генетически не идентичные, но по основным локусам гистосовместимые органы и ткани от донора того же вида (*от человека человеку или от мыши одной линии мыши другой линии*).

Аллотрансплантация – пересадка ткани или органа, при которой донором и реципиентом являются генетически чужеродные особи одного и того же вида.

Аллохтoнный – чуждый; например случайно попадающий в воду почвенный вид микроорганизма.

Алогизм (*греч.* а – отрицание, logos – разум, рассудок) – ход мысли, игнорирующий законы и правила логики, нарушающий согласие мышления с действительностью.

Альбинизм (*лат.* albus – белый) – врожденное отсутствие обычной окраски кожи, волос, радужной оболочки глаз у человека и животных. Альбинизм развивается в результате снижения в пигментных клетках (*меланобластах*) фермента тирозиназы, превращающего аминокислоту тирозин в меланин, или гибели стволовых клеток на ранних стадиях эмбриогенеза. Различают частичный и полный альбинизм, который отличается отсутствием нормальной пигментации на всех участках тела, таких особей называют *альбиносами*. Проявляется полный альбинизм только у гомозиготных особей и встречается в популяции человека с частотой 1 на 20 тыс. живорожденных. Частичный альбинизм характеризуется отсутствием пигмента на некоторых частях тела, это могут быть белые пятна на коже, белая прядь волос. Причиной его нередко бывает нарушение миграции меланобластов.

Альма-матер (*лат.* alma mater – кормящая мать) – так римляне называли мать богов Кибелу, а схоляры (*средневековые студенты*) – свой университет, дающий им «духовную пищу».

Альтернатива (*лат.* alter – один из двух) – каждая из исключающих друг друга возможностей.

Альтернативный признак – один из двух или нескольких взаимоисключающих признаков; например растение может быть или низкорослым, или высокорослым.

Альтернативный сплайсинг – отклонения при сплайсинге матричной РНК, позволяющие одному гену производить несколько различных белков одного семейства, которые обладают особыми, хотя и подобными функциями. В геноме человека данный тип сплайсинга характерен более чем для 74 % генов. Эти гены кодируют многие белки, в том числе белки, участвующие в мышечном сокращении, формировании цитоскелета, сборке мембранных рецепторов, синтезе пептидных гормонов и др. Существует четыре основных типа альтернативного сплайсинга.

Сплайсинг *первого типа* основывается на использовании разных промоторов. Представителем генов, сплайсинг кото-

рых осуществляется по такому типу, является ген легкой цепи мышечного белка миозина позвоночных, который транскрибируется с двух промоторов, находящихся на расстоянии около 10 тыс. пар нуклеотидов друг от друга.

Второй тип определяется альтернативным выбором хвостового участка (*поли-А участка*). Этот механизм используется для производства антител. Один вид антитела секретируется в кровь, в то время как другой остается прикрепленным к поверхности клетки.

Третий тип осуществляется путем выбора экзонов. При таком механизме сплайсинга в сплайсированной РНК некоторые экзоны могут присутствовать или отсутствовать, но местами они не меняются. Для пояснения механизма такого сплайсинга генетик В.З. Тарантул (*Институт молекулярной генетики РАН*) приводит следующую аналогию: из слова «администрация» за счет удаления отдельных букв и слогов можно образовывать множество совершенно разных по смыслу слов: ад, министр, амнистия, астра, нация. Выбор кассеты экзона происходит, например, в гене, который синтезирует белок скелетной мышцы тропонин Т. В результате, мышечная ткань содержит множество (64!) форм данного белка.

Четвертый тип – транс-сплайсинг. Он происходит путем вшивания кусочков одного гена в последовательность другого. Данный вид сплайсинга помогает паразитам (*трипаносома, некоторые нематоды*) избежать иммунного контроля.

Альтруизм (*фр. altruisme, лат. alter* – другой) – нравственный принцип, согласно которому благо другого человека и он сам нравственно более значимы, чем собственное «Я» и свое благо. Альтруизм противоположен эгоизму.

Альтруистическое поведение – действия индивида или группы особей, способствующие за счет снижения собственной адаптированности наилучшему приспособлению других.

Альфа-аманитин – один из многочисленных токсинов ядовитых грибов, циклический пептид, включающий ряд необычных аминокислот, прочно связывающий РНК-полимеразу II у эукариот и блокирующий тем самым синтез предшественников матричных РНК на стадии элонгации.

Альфа-фетопротейн (АФП) – эмбриональный гликопротеин массой 70 кД, синтезирующийся в желточном мешке. Высокое содержание АФП в амниотической жидкости указывает на дефекты развития нервной трубки и межпозвоночную грыжу. Содержание АФП ниже нормы может быть связано с синдромом Дауна.

Амастиго́ты – безжгутиковая (*лейшманиальная*) стадия развития лейшманий, паразитирующих внутриклеточно в коже, слизистых оболочках, печени, селезенке, лимфатических узлах, в костном мозге человека и других позвоночных хозяев. Амастиготы имеют округлую форму диаметром 2–5 мкм. Содержат ядро, кинетопласт, ризопласт, базальное тело жгута.

Аменсализм (*лат.* а – отрицание, mensa – стол, трапеза) – форма взаимоотношений двух разных в видовом отношении популяций, при которой одна из них подавляет другую, не получая от этого ни вреда, ни пользы. Например, дубы, угнетающие светлюбивые травы, – типичный вариант конкурентного вытеснения одного вида другим из мест их совместного обитания.

Амилáза – фермент, расщепляющий крахмал до олигосахаридов.

Аминокислóты – класс органических соединений, содержащих карбоксильные группы $-\text{COOH}$ и аминогруппы $-\text{NH}_2$, обладающий свойствами кислот и оснований. Известно около 500 природных и искусственно синтезированных аминокислот. При наличии 5–20–100 аминокислотных остатков в полипептидной цепи говорят о пептидах, при большей степени полимеризации – о протеинах. Самая длинная полипептидная цепь содержит около 5 тыс. аминокислот. Природные аминокислоты используются клетками организма для синтеза ферментов, гормонов, витаминов, нейромедиаторов, пигментов, пуриновых и пиримидиновых оснований, алкалоидов. Резервными аминокислотными источниками в организме человека для синтеза всех функциональных белков служат мышцы. В них содержатся 20 аминокислот, являющихся мономерными звеньями полноценных белков (рис. 2). В процессе эволюции человек утратил способность синтезировать половину из них, например лизин, аспарагиновую кислоту, фенилаланин, триптофан. Недостаток какой-либо из них вызывает истощение, апатию, прекращение роста у детей и другие формы патологических состояний.

Амитóз (*греч.* а – отрицание, mitos – нить) – прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования хромосом вне митотического цикла. В процессе амитоза ядро перешнуровывается, принимая форму гантелей или песочных часов. Наблюдается у ресничных и у некоторых простейших в эндополиплоидных ядрах, встречается также в печеночных клетках человека при гепатите С и в других тканях,

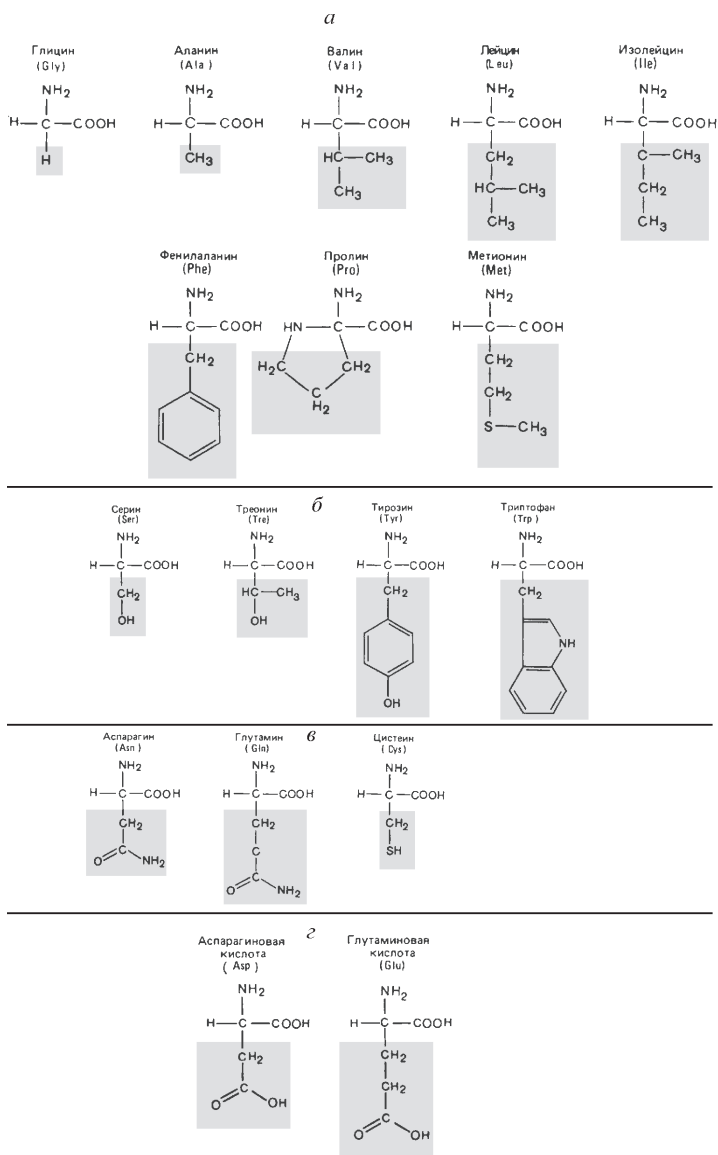


Рис. 2. Структура аминокислот, из которых построены белки клеток животных: *a* – нейтральные гидрофобные аминокислоты; *б* – нейтральные полярные аминокислоты; *в* – основные аминокислоты; *г* – кислые аминокислоты (радикалы аминокислот выделены в прямоугольниках)

подвергшихся деструкции. Амитоз сопровождается делением клетки на две особи, может делиться только ядро без последующего разделения цитоплазмы, что ведет к образованию двухъядерных и многоядерных клеток. Претерпевшая амитоз клетка в дальнейшем не способна вступать в нормальный митотический цикл.

Амнион (греч. amnos – ягненок, amnion – зародышевая оболочка, покрывающая ягненка), *син.* амниотическая оболочка, околозародышевый пузырь – одна из зародышевых оболочек пресмыкающихся, птиц, млекопитающих, включая человека (образуется также у акул, насекомых, скорпионов, личинок морских ежей и др.). У млекопитающих амнион – внутренняя плодная оболочка – образует полость, содержащую околоплодные воды, в которой развивается плод. Зачаток амниона образуется из внезародышевой эктодермы и мезодермы. Макроскопически представляет собой тонкую, почти прозрачную оболочку, которая прилегает к хориону, выстилает внутреннюю часть плаценты, переходит на пуповину и сливается в области пупка с внешними покровами зародыша (рис. 3).

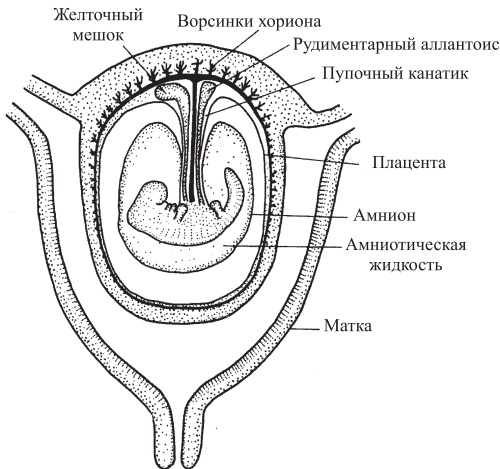


Рис. 3. Зародышевые оболочки (амнион, хорион), окружающие эмбрион млекопитающего в матке

Амниоты – высшие позвоночные животные (*пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие, включая человека*), приспособленные к развитию на суше. Эмбриональное развитие амниот

протекает в яйцах, откладываемых на суше или развивающихся в организме матери. Зародыш амниот представляет собой сочетание двух особых внезародышевых оболочек – амниона и аллантоиса (см. Аллантоис). В полости между зародышем и амниотической оболочкой скапливается амниотическая жидкость, предохраняющая зародыш от высыхания и механических повреждений.

Амниоцентёз – прокол амниотического мешка с целью получения амниотической жидкости и плодных клеток для пренатальной диагностики генетических аномалий.

Амплификация генов, *син.* увеличение количества копий – множественная репликация выбранных последовательностей ДНК как вне хромосомы (с помощью полимеразной цепной реакции), так и внутри хромосомы (в плазмиде или другом векторе); дополнительное введение гена (генов), других копий определенных последовательностей ДНК, образование специфических протоонкогенов в опухолях.

Амфи... (*греч.* *amphi* – вокруг, около, с обеих сторон) – часть сложных слов, несущая дополнение «с обеих сторон», «двойкий».

Анабиоз (*греч.* *ana* – обратно, *bios* – жизнь) – обратимое состояние организма, при котором жизненные процессы резко замедляются вплоть до кажущегося отсутствия признаков жизни, что способствует его выживанию в неблагоприятных условиях окружающей среды. Анабиоз распространен у высших и низших животных (например, зимняя спячка), растений, микроорганизмов. У семян, спор, цист анабиоз – цикл развития организмов. Впервые анабиоз наблюдал А. ван Левенгук, который случайно обнаружил, что микроскопические черви – красные коловратки – способны возвращаться к активной жизнедеятельности после высушивания. Сейчас это понятие охватывает следующие состояния: анабиоз химический, осмотический, при высушивании и замерзании (*криоанабиоз*).

Анаболизм (*греч.* *anabole* – подъем) – синтез сложных молекул из более простых предшественников в процессе обмена веществ; совокупность процессов биосинтеза белков, углеводов, липидов, нуклеиновых кислот и других веществ, необходимых для образования и обновления клеток и клеточных структур. Происходит с использованием энергии АТФ.

Анаболия, *син.* гиперморфоз – добавление новой стадии в конце морфогенеза какого-либо органа с соответствующим удлинением его онтогенетического развития. Например, сра-

щение костей и хрящей в скелете взрослых животных в отличие от их предков, у которых эти части скелета были раздельными.

Ана́лиз (*греч.* analysis – разложение) – разделение сложного объекта (*системы*) на более простые элементы.

Анализ в логике – мыслительная операция на пути к познанию явлений, естественно-исторических процессов в природе и обществе. Анализ в медицине – методы (*анализ крови, биохимический, иммунологический, генетический анализы*), уточняющие диагноз болезни, механизм ее развития и пр.

Анализа́тор, *син.* сенсорная система – совокупность чувствительных нервных образований и нейронов, воспринимающих, передающих и анализирующих раздражение окружающей и внутренней среды. Каждый анализатор, по *И.П. Павлову*, состоит из трех частей: рецептор (*орган чувств*), проводниковый отдел (*нервы и проводящие пути*) и область коры головного мозга (*анализаторная или сенсорная зона*).

С точки зрения кибернетики рецепторы – приемники информации и кодирующие устройства, проводниковый отдел – канал передачи информации, корковый конец анализатора – зона декодирования информации и формирования ощущений. Условно различают восемь анализаторов: зрительный, слуховой, вестибулярный, вкусовой, обонятельный, кожный, двигательный (*анализирующий сигналы от рецепторов опорно-двигательного аппарата*) и висцеральный, или анализатор состояния внутренних органов.

Анализирующее (контрольное) скрещивание – скрещивание между особями с доминантными признаками, генотипы которых по каким-то локусам неизвестны, и особями гомозиготными по изучаемым рецессивным локусам. Единообразие потомства свидетельствует о гомозиготности анализируемой особи; в случае ее гетерозиготности будут получены разные классы генотипов.

Аналогичные органы – органы различных животных, сходные по выполняемой функции, но развивающиеся из разных эмбриональных зачатков. Аналогичными можно называть, например, органы дыхания – трахеи у насекомых, легкие у позвоночных и жабры у раков и рыб, крылья у птиц и насекомых. Однако крылья у птиц и летучих мышей являются не аналогичными, а гомологичными органами, поскольку развиваются из одних и тех же зачатков и выполняют одинаковую функцию.

Анало́гия (*греч.* analogia – соответствие, подобие) – сходство предметов, объектов, явлений, процессов по каким-либо

признакам или свойствам; морфологическое сходство органов с одинаковой функцией у представителей разных систематических групп животных и растений, не унаследованное от общих предков (*крыло бабочки, крыло птицы*). Аналогия устанавливается через сопоставление одного, менее изученного предмета с другим, более изученным. Приписывание признаков второго первому – один из многих источников научных гипотез.

Ана́мнии (*греч.* an – отрицание, amnion – околозародышевый пузырь) – круглоротые, рыбы, земноводные.

Анафа́за – стадия клеточного деления, на которой хромосомы начинают движение к полюсам клетки.

Анаэ́робы – организмы, развивающиеся в бескислородной среде. При этом строго облигатные виды бактерий, дрожжей, простейших, паразитических червей быстро погибают даже при ничтожно малом содержании свободного молекулярного кислорода. В отличие от них факультативные анаэробные бактерии (*эшерихии, сальмонеллы, стафилококки*) и ресничные инфузории развиваются как при наличии, так и при отсутствии кислорода, используя энергию, освобождающуюся в процессе окисления органических, реже неорганических, веществ, или энергию света (*например, пурпурные бактерии*).

Анаэробное (бескислородное) дыхание – тип дыхания некоторых видов бактерий, использующих в качестве окислителя органического вещества нитрат, сульфат или карбонат. Происходит в уплотненных почвах, илах, на дне водоемов. Схематично нитратное дыхание можно изобразить формулой



Анаэро́бный (*греч.* an – отрицание, aer – воздух, bios – жизнь) – способный размножаться в бескислородной среде; облигатные анаэробные бактерии погибают при парциальном давлении кислорода, соответствующем его содержанию в атмосфере.

Анаэро́бный обмен – распад органических веществ без участия кислорода с образованием небольшого количества АТФ, органической кислоты или этанола, других конечных продуктов, относительно богатых энергией (*см. Брожение*).

Ангидро́з (*греч.* an – отрицание, hydros – пот) – патологическое состояние, проявляющееся прекращением потовыделения вследствие недоразвития потовых желез или их функциональной неполноценности.

А́ндро... (*греч.* andros – мужчина) – часть сложных слов, означающая «мужской».

Андрогéны (*греч.* andros – мужчина, genesis – происхождение) – вещества, обладающие действием мужского полового гормона – тестостерона. Известно несколько десятков природных и синтетических андрогенов.

Андроце́й (*греч.* andros – мужчина, oikia – жилище) – совокупность тычинок цветка.

Анемия́ (*греч.* an – отсутствие, haima – кровь), *син.* малокровие – состояние, характеризующееся уменьшением количества эритроцитов и снижением содержания гемоглобина в единице объема крови. При анемии в периферической крови нередко изменяется величина, форма и окраска эритроцитов.

Анемия серповидно-клеточная – тяжелое наследственное заболевание среди африканцев и американских негров, населения Италии и Греции. У больных серповидно-клеточной анемией эритроциты крови имеют серповидную форму и содержат патологический гемоглобин S. Причиной заболевания является мутация гена, ответственного за синтез нормального А-гемоглобина, проявляющаяся заменой в шестом положении от N-конца β-цепи глобина отрицательно заряженной глутаминовой аминокислоты на нейтральную аминокислоту валин, что приводит к его превращению в аномальный S-гемоглобин. Он может полимеризоваться с образованием волокнистых кристалликов, которые деформируют структуру мембраны эритроцитов и обуславливают их серповидную форму. Такие эритроциты легко лизируются при высотной гипоксии (*понижении парциального давления кислорода*). Ген, детерминирующий образование аномального S-гемоглобина, – доминантный, но не всегда и не в полной мере подавляет у гетерозигот ген, ответственный за синтез нормального А-гемоглобина. У людей, гомозиготных по гену серповидно-клеточной анемии, малокровие протекает злокачественно, и они обычно умирают, не дожив до половозрелого возраста. У гетерозиготных носителей гемоглобин S составляет 25–40 % общего гемоглобина. Серповидно-клеточность как неполноценность у таких индивидов сказывается только в условиях сильной гипоксии. Интересно, что серповидно-клеточная анемия у африканцев обеспечивает им иммунитет в отношении малярийного плазмодия, который не может использовать S-гемоглобин, поэтому тропическая малярия у аборигенов протекает легко по сравне-

нию с приезжими европейцами и азиатами с нормальным А-гемоглобином в эритроцитах.

Анемофилия (греч. anemos – ветер, philia – дружба, любовь) – перекрестное опыление растений с помощью ветра. Это единственный способ опыления у хвойных, многих цветковых растений (*злаки, осока, береза, осина, дуб* и др.).

Анеуплоидия (греч. an, eu – вполне, ploos – кратный, eidos – вид) – отсутствие одной хромосомы в какой-либо паре (*моносомия*), двух гомологичных хромосом (*нуллисомия*) или наличие дополнительной гомологичной хромосомы (*трисомия*). Организмы с таким числом хромосом называются соответственно *моно-, нулли- и трисомиками*. Возникает анеуплоидия при нерасхождении или потере отдельных хромосом во время митоза и мейоза.

Анизогамия (греч. anisos – неравный, gamos – брак) – половой процесс с участием неодинаково подвижных гамет.

Анион (греч. anion – двигаться вверх) – отрицательно заряженный ион.

Аномалия (греч. anomalia – отклонение) – отклонение в структуре или функции органа или целого организма от нормы для данного биологического вида, обусловленное нарушениями эмбрионального развития. Резко выраженные аномалии называются *пораками развития, уродствами*.

Анохин Петр Кузьмич (1898–1974) – российский нейрофизиолог, создатель теории функциональных систем, академик АМН СССР (1945) и АН (1966). Опубликовал около 250 научных трудов, из них 9 монографий. В 1972 г. за монографию «Биология и нейрофизиология условного рефлекса» удостоен Ленинской премии. Одно из первых значительных исследований Анохина посвящено проблеме центра и периферии. В опытах на собаках, сшивая центральный конец блуждающего нерва с периферическим концом двигательного нерва передней лапы, он проследил динамику восстановления двигательной функции и выявил закономерности формирования новой системы, которую назвал *функциональной*. Применяя эти наблюдения к анализу созревания функций в раннем онтогенезе, разработал теорию системогенеза как общей закономерности эволюционного процесса. Одним из наиболее сложных аппаратов функциональной системы Анохин считал акцептор результатов действия, с деятельностью которого связано возникновение эмоций (*биологическая теория эмоций П.К. Анохина*). Философское осмысление работы высших

отделов мозга позволило П.К. Анохину сформулировать положение о способности коры к опережающему отражению действительности. В последние годы жизни ученый создал новое направление в физиологии – функциональную нейробиологию и выдвинул конвергентную теорию условного рефлекса.

Аntenатальная патология (лат. ante – перед, natalis – относящийся к родам), *син.* пренатальная патология – патология гамет и зародышей в разные периоды внутриутробной жизни. Под зародышем при этом понимают оплодотворенную яйцеклетку (*зиготу*), бластоцисту, эмбрион или плод до начала родов. У человека различают следующие периоды антенатального онтогенеза: прогенез (*связан с развитием гамет*); бластогенез (*зигота, морула, бластоциста*) – первые 15 дней после оплодотворения; эмбриогенез (*от 16-го до 70-го дня*); ранний плодный период (*от 71-го дня до конца 7-го лунного месяца*); поздний плодный период (*от начала 8-го лунного месяца до начала родов*).

Антеридий (греч. antheros – цветущий) – одноклеточный или многоклеточный орган растений, в котором образуются спермии.

Анти... (греч. anti – против) – приставка, означающая противоположность, направленность против чего-нибудь.

Антибиоз (греч. anti – против, bios – жизнь) – форма взаимоотношений, при которой обе популяции или одна из них испытывают неблагоприятное воздействие. Проявляется антибиоз в форме хищничества, паразитизма, конкуренции, аллелопатии.

Антибиотики (греч. anti – против, bios – жизнь) – химиотерапевтические вещества с избирательным спектром действия, которые в ничтожно малых концентрациях подавляют размножение или вызывают гибель патогенных микробов и опухолевых клеток.

Антигены (греч. anti – против, genes – порождающий, создающий) – микроорганизмы, клетки животного и растительного происхождения, продукты их распада, тканевые экстракты, чужеродные протеины, гликопротеиды, липопротеиды, сложные полисахариды, нуклеиновые кислоты соматических клеток, которые, активируя иммунокомпетентные клетки, вызывают образование антител и развитие других иммунологических (*защитных*) процессов. Иммуногенность чужеродного вещества обусловлена молекулярной массой антигена, которая составляет приблизительно 10 кД; содержанием в белке-антигене не менее 10 аминокислот; коллоидальным состояни-

ем антигена. Белки, полисахариды и другие высокомолекулярные соединения, синтезируемые в собственных органах и тканях организма, не проявляют антигенности, но могут приобретать ее при разных болезнях, перерождениях клеток, ожогах, обморожении, радиационных повреждениях.

Антигены главного комплекса гистосовместимости. Поскольку они кодируются кластерами (группами) генов главной системы гистосовместимости (*англ.* major histocompatibility complex), то их называют антигенами МНС (произносят как *эм, эйч, си*). Существует два основных класса антигенов МНС: антигены класса I и антигены класса II. Они являются мембранными гликопротеинами. Класс I содержится на мембранах всех соматических клеток, обладающих ядром, класс II – на В-лимфоцитах, макрофагах, дендритных и некоторых других антигенпрезентирующих клетках, которые представляют для распознавания Т-лимфоцитам переработанные ими до пептидов чужеродные антигены, вслед за этим запускаются иммунные защитные реакции.

Антигены тканевые – в иммунологии выделяют эндогенные изо- и аутоантигены. Природа и свойства их различны.

Изоантигены (*греч.* isos – одинаковый) определяют индивидуальную специфичность организма. Являются специфическими белками, углеводами, различными сложными соединениями клеток, антигенны для того организма, в котором синтезируются.

Аутоантигены (*греч.* autos – свой) – забарьерные антигены мозга, глаза, семенников, щитовидной железы, которые не контактируют с иммунными клетками организма, но при повреждении забарьерных тканей проникают в кровь и, реагируя с ними, могут вызвать аутоиммунные болезни.

Антикодон (*греч.* anti – против, кодон – единица генетического кода) – участок молекулы транспортной РНК, состоящий из трех нуклеотидов, узнающий комплементарный ему по числу нуклеотидов кодон в молекуле мРНК. Специфическое взаимодействие кодон–антикодон происходит на рибосомах в процессе трансляции, обеспечивая правильную расстановку аминокислот в синтезирующейся полипептидной цепи.

Антимутагенез – процесс предотвращения мутации или возврат поврежденной структуры хромосомы или гена в исходное состояние.

Антимутагены – факторы, снижающие частоту мутаций и восстанавливающие исходную структуру генов, подвергшихся мутациям. К антимутагенам относят витамины С, А, Е, химические вещества (*изотиоцианаты*, *индол-3-карбинол*, *гистидин*, *полиамины*, *сульфгидрильные соединения*), естественные метаболиты клеток и ферментные системы, осуществляющие исправление (репарацию) генетического материала.

Антипóды – три (*иногда более*) клетки зародышевого мешка семенных растений, расположенные на противоположном от микропиле конце.

Антипóрт (антипараллельный транспорт, обменная диффузия) – форма активного сопряженного транспорта, при которой перенос веществ или ионов через мембрану осуществляется в противоположных направлениях, например обмен ионов HCO_3^- на Cl^- в мембране эритроцита.

Антисипа́ция (*лат. anticipatio* – опережение) – в генеалогии и психологии понимание закономерностей развития событий; в медицине – более раннее появление и более тяжелое течение наследственного заболевания в каждом последующем поколении. Впервые описана у больных миодистрофией. Это обусловлено экспансией тринуклеотидных повторов внутри гена или в его окружении.

Антите́ла (Аг) – особый вид белков, называемых *иммуноглобулинами* (Ig), который вырабатывается под влиянием экзогенных и эндогенных антигенов (Аг) и обладает способностью специфически реагировать с ними. Электронно-микроскопические исследования показали, что молекула мономерного Ig имеет форму буквы игрек. Он состоит, как оказалось, из двух длинных полипептидных цепей с молекулярной массой 50–70 кД (*Н-цепи*) (*англ. heavy* – тяжелый) и двух коротких цепей с молекулярной массой 24 кД (*Л-цепи*) (*англ. light* – легкий), связанных между собой дисульфидными мостиками. Существует пять классов иммуноглобулинов – Ig M, G, A, E, D, среди которых выделяют мономерные Ig G, A₁, E, D и полимерные (Ig M и A₂) (рис. 4). Иммуноглобулины G подразделяются на подклассы: G₁, G₂, G₃, G₄. Синтезируют их плазмócиты, которые образуются из В-лимфоцитов. В организме человека может формироваться огромное разнообразие специфических иммуноглобулинов (*теоретически ко всем возможным антигенам*). Серологические реакции (реакции Аг с Аг) применяют в диагностике инфекционных заболеваний и идентификации их возбудителей, а в биологии – для установления видовой принадлежности белка.

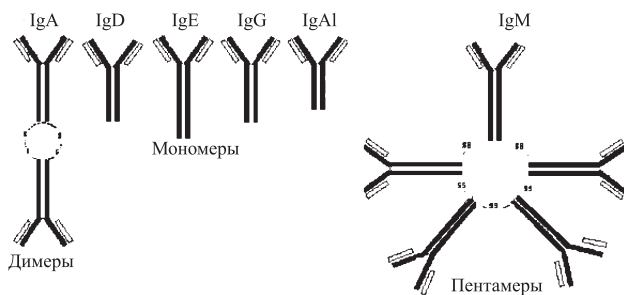


Рис. 4. Классы иммуноглобулинов

Антитоксины (греч. anti – против, toxin – яд) – антитела, образующиеся в организме при воздействии экзотоксинов и нейтрализующие их.

Антоциан (греч. anthos – цветок, kyanos – темно-голубой) – водорастворимый синий или красный пигмент клеточного сока.

Антропо... (греч. anthropos – человек) – часть сложных слов, относящихся к человеку.

Антропогенез (греч. anthropos – человек, лат. genesis – рождать) – процесс эволюционно-исторического формирования человека. Проанализировав 377 маркеров ДНК у ныне живущих народов со всех континентов, антропологи сейчас придерживаются новой теории становления человека. Утверждается, что человечество произошло от очень маленькой группы людей численностью около 2 тыс. первобытных охотников-собирателей, обитавших на юго-востоке Африки 70–140 тыс. лет тому назад и составивших две ветви-зачатка.

Самая древняя ветвь, как полагают, ныне представлена племенами-охотниками сан (*Конго*) и мбути (*Намибия*), другая ветвь, дожившая до наших дней, занимается сельским хозяйством – племена банту (*Кения*), йоруба (*Нигерия*), манденка (*Сенегал*). Когда численность второй ветви в то далекое время (примерно 35 тыс. лет назад) выросла, ее племена стали мигрировать на другие континенты: вначале – в Западную Европу, затем – в Океанию и Восточную Азию, а позднее – в Америку. Там около 10 тыс. лет назад наши предки стали использовать каменные и костяные орудия и перешли к подсечно-огневному способу ведения сельского хозяйства. Рассматривая ранние этапы эволюции человека, ученые еще недавно исходили из того, что дриопитек проконсул – последний общий с

человекообразными обезьянами вид – жил 16–18 млн лет назад на озере Виктория в Восточной Африке. Эта ходившая на двух ногах обезьяна современным антропологам интересна еще и тем, что оказалась намного ближе по генотипу к современному человеку, чем ее теперешние обезьяны-сородичи. Из открытия следует вывод, что они – не переходная к человеку форма, а особая ветвь дриопитеков, 16 млн лет эволюционировавшая в другом, отличающемся от предков человека, направлении. По мнению ученых, разделение дриопитека проконсула как общего ствола человекоподобных приматов на гоминидную (*предковую форму обезьянолюдей*) и понгидную (*шимпанзе*) ветви произошло около 6 млн лет назад. Ранние гоминиды были двуногими прямоходящими существами, неспособными к трудовой деятельности. Так утверждает трудовая теория Энгельса, согласно которой, переход к двуногому хождению был связан с трудовой деятельностью. Палеоантропологические данные свидетельствуют о том, что непосредственными предками человека были австралопитеки, или южные обезьяны (*лат. australis* – южный, *pithecus* – обезьяна), названные так потому, что первая находка одного из этих существ была сделана в Южной Африке. Под влиянием факторов окружающей среды австралопитеки в саванне эволюционировали, дав начало более 10 видам существ. Около 3 млн лет назад от них отделилась ветвь, в которой зародился человек умелый (*Homo habilis*), изготовивший каменные орудия. От человека умелого 1,8 млн лет назад произошел человек прямоходящий (*питекантроп, синантроп и гейдельбергский человек*). Вымер *Homo habilis* около 1 млн лет назад, просуществовав несколько сотен тысяч лет наряду с человеком прямоходящим. Последний широко расселился за пределами Африки и образовал множество подвидов, вымерших около 300 тыс. лет назад. Один молодой подвид, известный как неандерталец, прожил еще около 250 тыс. лет. Он населял тундростепь северного Средиземноморья – от Южной Франции до юго-западной Туркмении. Расселяясь на юг, около 120 тыс. лет назад на территории современного Израиля он встретился с новым видом – человеком разумным, который отделился от прямоходящего около 0,5 млн лет назад. Неандертальцы не выдержали конкуренции с ним и вымерли 25–40 тыс. лет назад. Ввиду того что современный человек вышел из Африки, естественно было предполагать, что его далекие предки всецело схожи с жителями этого континента. Однако ряд исследователей считают, что пер-

вые люди ближе к нынешним монголоидам, у которых и сейчас сохраняются древние черты первобытного человека, в частности зубы человека прямоходящего. В пользу данной гипотезы свидетельствует также и тот факт, что монголоиды смогли приспособиться к различным условиям обитания, от арктической тундры до экваториальных влажных лесов, дети же негроидной расы не способны к адаптации в высоких широтах и поголовно все заболевают рахитом, потому что для образования витамина D в их коже необходима, как оказалось, очень интенсивная инсоляция.

Антропогенные факторы – факторы, точнее, вещества-агенты, обусловленные хозяйственной деятельностью людей, используя которые в народном хозяйстве и в военно-промышленном комплексе, люди невольно наносят вред окружающей среде.

Антропология (*греч.* anthropos – человек, logos – учение) – раздел биологии, изучающий происхождение и эволюцию человека, образование человеческих рас, нормальные вариации физического строения человека. Начало развитию антропологии положили А. Везалий, К. Линней, Ж. Кювье, Ж. Бюффон, Ж. Ламарк, Ч. Дарвин и др. Ее становлению как науки способствовали открытия генетики и комплекса дисциплин, объединенных под названием «биология человека», прямо или косвенно связанных с антропологией.

Антропоморфизм (*греч.* anthropos – человек, morpha – форма, вид) – уподобление человеку. Наделение человеческими свойствами, например сознанием, животных, мифических существ, предметов и явлений неживой природы, небесных тел.

Антропонозы (*греч.* anthropos – человек, nosos – болезнь) – инфекционные заболевания, свойственные человеку, возбудители которых неболезнетворны для животных.

Антропосоциогенез (*греч.* anthropos – человек, *лат.* soci(etas) – общество и зарождение, происхождение) – процесс эволюционно-исторического развития человека, становление его как вида в ходе социогенеза.

Антропоцентризм (*греч.* anthropos – человек, kentron – центр) – воззрение, согласно которому человек есть центр и высшая цель мироздания. Противоположной антропоцентризму является этика неантропоцентризма, принятая био- и экоцентристами, которые утверждают в экологии уважение к природе и ответственность человека за свою деятельность, нарушающую биотическую регуляцию окружающей среды.

Апикальная меристема (лат. apex – верхушка) – меристема на кончике корня или верхушке побега сосудистого растения.

Аплазия (греч. а – отрицание, plasis – образование) – аномалия развития или врожденное отсутствие зачатка, органа, ткани, структуры, ростка. Возникает при нарушениях внутриутробного развития плода в результате воздействия неблагоприятных факторов.

Апо... (греч. apo – аналогичная русской приставке «без»).

Апомиксис (греч. apo – без, mixis – смешение) – различные способы бесполого размножения животных и растений; в более узком значении – образование зародыша без оплодотворения. Например, партеногенез и апогамия – разновидности апомиксиса.

Апопла́ст (греч. apo – без, plastos – вылепленный) – внецитоплазматическое пространство, ограниченное клеточными оболочками тканей растения. Свободная диффузия веществ по апопласту носит название *апопластного транспорта*.

Апопто́з – запрограммированная гибель клеток путем деградации их компонентов (включая конденсацию хроматина и фрагментацию ДНК) с последующим фагоцитозом макрофагами. Апоптоз наблюдается при морфогенезе органов, удалении аутореактивных клонов иммунокомпетентных клеток, регуляции численности пролиферирующих клеточных популяций, повреждении генома клеток.

Апостери́ори (лат. a posteriori – из последующего) – знание, получаемое из опыта.

Апоферме́нт – белковая часть фермента, определяющая специфичность (*избирательность*) и активность его каталитического действия, для реализации которого необходимо наличие небелкового компонента – кофактора (кофермента).

Аппара́т (лат. apparatus – приготовление, подготовка) – совокупность органов, не связанных анатомически, но выполняющих общую функцию или связанных онтогенетически (*опорно-двигательный аппарат*).

Априо́ри (лат. a priori – из предшествующего) – знание, предшествующее опыту и независимое от него.

Ареа́л (лат. aerea – площадь, пространство) – географическая область распространения вида, рода, семейства, типа сообщества или биома.

Ароморфо́з (греч. airo – поднимать, morphosis – формирование), *син.* арогенез – направление эволюционного развития, при котором появляются качественно новые признаки морфо-

физиологической организации, благодаря чему жизнедеятельность организма начинает протекать на более высоком уровне (например, переход от трехкамерного к четырехкамерному сердцу, развитие челюстей у предков челюстноротых позвоночных и др.).

Арх..., **архео...** (*греч.* *arhaios* – древний, начальный) – часть сложных слов, обозначающих древний, первый, основной, самый ранний.

Архаллáксис (*греч.* *arhaios* – начало, *allaxis* – изменение) – изменение в начальных стадиях формообразовательных процессов или коренная перестройка в развитии зачатков органов с резкими отклонениями от классического типа эмбриогенеза, свойственного тому или иному виду организма. Например, увеличение числа позвонков у змей, лучей плавников у некоторых видов рыб, числа зубов у зубатых китов.

Архебактэ́рии (*греч.* *arhaios* – древний, *лат.* *bacterium* – бактерии) – группа микроорганизмов с прокариотной организацией клеток, резко отличающихся по ряду физиолого-биохимических свойств от истинных бактерий. Например, гены у них, как и у эукариот (*имеющих оформленное ядро*), состоят из экзонов и интронов. Источником энергии для архебактерий является солнце, но в отличие от растений, использующих хлорофилл, они улавливают солнечную энергию с помощью пигмента родопсина, близкого фоточувствительному пигменту сетчатки глаза человека. Архебактерии – строгие анаэробы, обитающие в илах, почвах, коровьих желудках, гейзерах (*горячих источниках*), соленых озерах и в Мертвом море. К архебактериям относят, в частности, метанообразующие бактерии, термоацидофилы (*любители тепла и кислоты*), галофильные бактерии, живущие в соленых водах.

Архегóний (*греч.* *arhe* – начало, *gone* – рождение) – женский орган полового размножения у мхов, плаунов, хвощей, папоротникообразных, голосеменных, место образования яйцеклетки.

Архéй – нижнее из двух крупнейших подразделение докембрия (*древнейшие толщи земной коры*). В породах, относящихся к архею, обнаружены первые биогенные отложения (*отпечатки пальцев жизни*).

Архетíп (*греч.* *arhe* – начало, *typos* – образ) – первичный образ, оригинал. В биологии – некий обобщенный образ организма, созданный на основе сравнительного метода. Архетип

складывается из нескольких меронов (*греч.* мега – часть). Мероны-части, имеющие сходное строение, происхождение и занимающие одинаковое положение в архетипе, называются *гомологами*, например крыло, лапы, т.е. передняя конечность позвоночного животного. В аналитической психологии, согласно К.Г. Юнгу, архетипы представляют собой скрытые в подсознании структурные элементы человеческой психики. Будучи сами по себе неосознаваемы, они могут быть представлены в сознании в совершенно разных образах, что зависит от культуры человека и его личных представлений об окружающем мире. Архетипы находят свое отражение в святописаниях, легендах, мифах, сказках, баснях. Так, например, архетип матери может выразиться через образ Девы Марии, Венеры, богини охоты Дианы, Василисы Прекрасной. Каждая сказка, миф, легенда, басня несет в себе скрытый способ решения той или иной жизненной проблемы. Юнг сравнивал архетип с пересохшим руслом реки, которое определяет направление психического потока, но характер течения, конечно, зависит только от самого потока.

Аспект (*лат.* aspectus – вид) – точка зрения, с которой рассматривается какое-либо явление, понятие, перспектива.

Ассортативность супругов (*фр.* assorti – подбор-сходство, психологическое, интеллектуальное и др.). На поведенческом уровне ассортативность обеспечивает хорошие межличностные отношения, помогает выстраивать общие интересы, уменьшает число конфликтов в семье. В то же время ассортативность в браках, приводящая к накоплению у потомства рецессивных и дефектных доминантных аллелей, увеличивает генетический груз, лежащий в основе всех наследственных болезней.

Ассоциация (*лат.* associatio – соединение) – союз или объединение, участники которого связаны одной цепью. В психологии – связь, возникающая при определенных условиях между несколькими психическими функциями (*ощущениями, двигательными актами, восприятиями, идеями*), например «малиновый звон». В генетике – более высокая частота определенного гена-маркера при конкретном заболевании. В медицине – слабые ассоциации между группой крови II (A) человека и болезнями сердца, а также целым рядом злокачественных новообразований у человека. Более сильные ассоциации обнаружены между аллелями системы HLA, которые

расположены на 6-й хромосоме, и язвенной болезнью желудка и двенадцатиперстной кишки, хроническим гепатитом, сахарным диабетом, псориазом, аутоиммунным тиреоидитом.

Астения (*греч.* *astheneia* – слабость) – бессилие.

Атавизм (*лат.* *atavus* – предок) – появление у потомков утраченных в процессе эволюции признаков, которые имелись у отдаленных предков. Атавизм возникает, надо полагать, у тех особей, в родословной которых атавистический ген длительное время находился в репрессированном состоянии, и его экспрессия случайно проявилась через много поколений под влиянием какого-то таинственного дерепрессора. Атавизмами у человека являются многососковость, наличие волосяного покрова на всем теле и пр.

Атрибу́т (*лат.* *attributio* – придаю, наделяю) – неотъемлемое, самое существенное, необходимое свойство, например атрибут материи – движение, атрибут времени – длительность, атрибут жизни – наследственность и изменчивость.

Атрофи́я (*греч.* *atrophia* – увядание) – уменьшение объема и массы органов, тканей, сопровождающееся функциональными нарушениями. В зависимости от причины, вызывающей атрофию, различают общую (*от недостаточности питания и бездействия*), гормональную, компрессионную, лучевую, физиологическую (наблюдается в некоторых органах молодых людей и в старческом возрасте).

Аттра́кторы (*лат.* *attractio* – притягивать, привлекать) – понятия, системы, структуры, проблемы, вызывающие предпочтение. К аттракторам можно отнести личностей, притягивающих людей, интересные книги, привлекательные города и др.

АТФа́за – фермент, гидролизующий АТФ до АДФ и фосфата.

АТФ-синта́за, АТФ-синте́таза – трансмембранный ферментный комплекс, использующий энергию протонного тока для синтеза АТФ из АДФ и фосфата. АТФ-синтаза имеется у аэробных организмов и расположена во внутренней мембране митохондрий, мембранах тилакоидов хлоропластов, бактерий.

Аукси́ны (*греч.* *auxano* – расти) – вещества, используемые в сельском хозяйстве для регуляции роста и развития растений. Вырабатываются растениями под действием света в верхушке побега, откуда движутся к его основанию, а затем – к кончику корня, усиливая его поглотительную способность в отношении воды, углеводов, аминокислот, неорганических ионов и других веществ. При неравномерном освещении аук-

сины перераспределяются на теневую сторону, вызывая наклонение верхушки растения в сторону света и соответствующее расположение листьев.

Ауксотрофы (*греч.* аухо – выращиваю, увеличиваю, *trophe* – пища, питание) – микроорганизмы, утратившие способность синтезировать ростовые вещества (*аминокислоты, азотистые основания и витамины*), без которых они не растут на искусственных питательных средах.

Аутб्रीдинг (*англ.* out – вне, *breeding* – разведение) – скрещивание неродственных организмов разных пород, сортов и видов. Используют в селекции для предотвращения вредных последствий близкородственного скрещивания (*инбридинга*).

Аутоиммунные болезни – тяжелые болезненные состояния, связанные с «атакой» на собственные органы и ткани аутоагрессивных клонов Т-лимфоцитов и аутоантител, которые вырабатываются аутореактивными клонами В-лимфоцитов. Причина кроется в неспособности иммунной системы отличить «свое» от «чужого».

В настоящее время известно более сотни аутоиммунных болезней. Все они имеют затяжной деструктивно-прогрессирующий характер и крайне неблагоприятный прогноз. По локализации подразделяются на органоспецифические и системные, а по иммунологическому механизму возникновения – на аутоиммунные болезни клеточного, гуморального и гуморально-клеточного типа.

Аутокатализ (*греч.* *autos* – сам, *katalysis* – разрушение) – ускорение химической или биохимической реакции одним из ее продуктов. Аутокаталитические процессы имеют тенденцию протекать с постоянно возрастающей скоростью. Истощение субстрата, катализирующего реакцию, приводит к ее замедлению, а затем и к полной остановке. Аутокатализ в здоровом организме играет важную положительную роль, например в процессе нормального превращения трипсиногена в трипсин. В условиях болезни возможно такое развитие аутокатализа, которое усугубляет ее течение.

Аутопойэзис (*греч.* *autos* – сам, *лат.* *poiesis* – творение, порождение) – процессы самовоспроизводства молекул и органоидов, сохраняющие единство и целостность живой системы. Так, в клетке все ее компоненты непрерывно или периодически распадаются и вновь возникают, создаются и уничтожаются, производятся и утилизируются, в общей сложности до 10 тыс. раз за время ее существования. При этом клетка сохра-

няет свою целостность, видовые свойства и относительную независимость. Таким образом, за счет аутопойезиса обновляется клеточный и внутриклеточный состав организма.

Ауторегуляция (*греч.* autos – сам, *лат.* regulo – привожу в порядок) – один из механизмов поддержания гомеостаза. В частности, ауторегуляции подвержены все внутриклеточные процессы, сердечные сокращения, кровяное давление, температура тела и многие другие параметры организма. Процесс ауторегуляции лежит в основе неизменной численности популяций и их генофондов, а также естественного отбора. Существует два основных типа ауторегуляции: регуляция по отклонению регулируемой величины и регуляция по возмущению.

Отличительной особенностью систем, основанных на принципе регуляции по отклонению регулируемой величины, является наличие у них обратной связи, с помощью которой регулятор получает информацию о текущем фактическом значении регулируемой величины (рис. 5). При этом различают



Рис. 5. Общая схема системы регулирования:

управляющие воздействия вырабатываются в регулирующей подсистеме на основе информации о целях управления, возмущающих воздействиях и о состоянии объекта управления, получаемой с помощью обратной связи

положительную обратную связь («плюс – плюс») и отрицательную («плюс – минус»). Положительные обратные связи характерны для процессов развития системы, а отрицательные – для процессов ее стабилизации. Спиралью положительных обратных связей, например, определяется рост организма и «подстегивается» прогрессивная эволюция видов. Она характерна также для межвидовых отношений в системах «хищник – жертва», «паразит – хозяин» и др. Так, в протерозойской эре шла «гонка размеров» между водорослями и их потребителями, а в мезозойской – такая же гонка между различными видами животных.

Системы, основанные на принципах регуляции по возмущению, используют само возмущение для выработки некоторого компенсирующего воздействия на объект для того, чтобы предотвратить изменение регулируемой величины. Примером ауторегуляции такого типа может служить регуляция уровня глюкозы, поступающей из кишечника в кровь, инсулином, который стимулирует ее депонирование в форме гликогена в печени и мышцах. Регулирующие механизмы редко бывают простыми, как правило, они характеризуются сложностью. Довольно часто в стабильных системах представлена как положительная, так и отрицательная обратная связь. Быстрое чередование их обеспечивает равновесное состояние. Например, если увеличивается численность популяции жертвы, то растет численность популяции хищника, и, наоборот, рост популяции хищника ведет к снижению плотности популяции жертвы. Подобный механизм регуляции на молекулярном уровне с помощью положительных и отрицательных обратных связей лежит в основе, например, работы лактозного оперона бактериальной клетки. При отсутствии лактозы в клетке синтез ферментов, расщепляющих этот углевод, блокируется с помощью негативного репрессорного механизма регуляции транскрипции, при ее наличии – активируется молочным сахаром и особым белком-активатором.

Аутосомно-доминантное наследование – тип наследования признака или болезни, детерминированный мутантным аллелем, который подавляет любой другой, в том числе ген дикого типа. Аутосомно-доминантный тип имеет следующие признаки: болезнь проявляется в каждом поколении, т.е. прослеживается в родословной по вертикали (*кроме случаев неполной пенетрантности и мутаций de novo*); оба пола поражаются с одинаковой частотой; риск рождения больного ребенка, если болен один из родителей, составляет 50 %; у не имеющих доминантного мутантного гена членов семьи вырастают здоровые потомки.

Аутосомно-рецессивное наследование – тип наследования признака или болезни, при котором мутантный аллель, локализованный в аутосоме, наследуется от больных родителей. Аутосомно-рецессивный тип наследования имеет следующие признаки: болезнь прослеживается чаще всего в пределах одного поколения, т.е. в родословной по горизонтали; проявляется только у рецессивных гомозигот; оба пола заболевают с одинаковой частотой; родители пробанда здоровы, но аналогичное заболевание может обнаружиться у двоюродных, троюродных братьев и сестер; повторный риск рождения больного ребенка у

здоровых родителей составляет 25 %; отмечается повышенная частота кровнородственных браков среди родителей пробандов.

Аутосомный ген – ген, локализованный в любой аутосоме соматической клетки.

Аутосомы – неполовые хромосомы; в соматических клетках человека имеются 22 пары (в половых – 22 непарных).

Аутоотомия (греч. autos – сам, tome – деление, рассечение) – самопроизвольное отбрасывание конечностей, хвоста, клешней или других частей тела, наблюдаемое у некоторых животных при резком их раздражении, например при схватывании хищником. Аутоотомия характерна для ракообразных, ящериц, обладающих способностью к восстановлению утраченных частей тела.

Аутоотрансплантат – трансплантат, пересаженный с одного участка тела на другой, например кожный лоскут.

Аутотрофы (греч. autos – сам, само, греч. trophe – пища, питание), син. литотрофы – бактерии, водоросли и некоторые высшие хлорофиллсодержащие зеленые растения, усваивающие углерод из минеральных соединений (lithos – камень), а также из диоксида углерода, азот – из его неорганических соединений, затем, используя хемосинтез или энергию солнца, они синтезируют все необходимые для жизнедеятельности органические вещества.

Аут(о)экология (греч. autos – сам, лат. oikos – местообитание) – раздел экологии, изучающий действие различных факторов окружающей среды на отдельные популяции и виды.

Аутсайдер (англ. outsider – посторонний) – отстающий, в спорте – спортсмен (команда), занимающий одно из последних мест в соревнованиях.

Афлатоксин – токсин одного из видов плесневых грибов рода *Aspergillus flavus*, обладающий сильным мутагенным эффектом; разрывая хромосомы клеток печени, вызывает рак.

Афферентный, афферентация (лат. afferens – приносящий) – центростремительный, поток нервных импульсов, поступающих от различных рецепторов в центральную нервную систему.

Ахондроплазия (греч. а – отрицание, chondros – хрящ, plasis – образование) – наследственное заболевание с нарушением остеогенеза длинных трубчатых костей с частотой проявления 1 на 100 тыс. живорожденных. Определяется доминантным мутантным геном, расположенным в четвертой хромосоме (глицин замещен аргинином в позиции 380-го белка-рецептора фактора роста фибробластов). Гомозиготы погибают в плодном периоде. Страдающие ахондроплазией

имеют седловидную переносицу, укороченные конечности, с варусным (*вогнутым*) искривлением ног при нормально развитом туловище. Средний рост мужчин – 131 см, женщин – 124 см. Репродуктивная функция у таких людей снижена.

Аэробный (*греч.* аег – воздух, *bios* – жизнь) – нуждающийся в свободном кислороде.

Аэробный обмен – окисление органических веществ с участием кислорода до диоксида углерода и воды, что ведет к полному освобождению энергии окисляемых соединений.

Аэробы (*греч.* аег – воздух) – организмы, которые развиваются при обычном содержании кислорода в воздухе, в бескислородной среде они существовать не могут, так как используют энергию, освобождающуюся при реакциях окисления.

Б

Бабеш Виктор (1854–1926) – основоположник румынской школы микробиологов. Как ученый с мировым именем Бабеш вошел в науку, открыв первого возбудителя гемоспоридиозов крупного рогатого скота – пироплазму, названную его именем *Babesiella bovis* (1888); ему принадлежит также описание вирусных внутриклеточных включений-колоний в цитоплазме нейронов головного мозга погибших от бешенства животных (1898–1902), позднее получивших название *тельца Бабеша – Негри*; кроме того, он обнаружил на полюсах коринебактерий дифтерии метакрохроматические зерна Бабеша – Эрнста, позволяющие отдифференцировать их от ложнодифтерийных неболезнетворных коринебактерий. Имя В. Бабеша присвоено Институту микробиологии в столице Румынии – Бухаресте, который он длительное время руководил.

Базальное тельце, кинетосома – саморепродуцирующий органок цилиндрической формы, расположенный в основании ресничек или жгутиков. Идентично по структуре центриоли, которая принимает участие в митозе и мейозе у большинства животных.

Базальный (*греч.* *basis* – основание) – образование, расположенное у основания чего-либо.

Бактериофаг (*греч.* *bakterion* – палочка, *phagein* – пожирать) – вирус, паразитирующий на бактериях.

Бактерицидность (*лат.* *bacterium* – палочка, *caedero* – убивать) – свойство антибиотиков, физических и биологических факторов вызывать гибель бактерий.

Бáлтимор Дейвид (1938) – американский генетик и вирусолог. В 1970 г. независимо от Х. Темина выделил из ретровирусов РНК-зависимую ДНК-полимеразу (*обратную транскриптазу*), использование которой привело к бурному развитию геной инженерии. Об открытии обратной транскриптазы Х. Темин сообщил на X Международном конгрессе Международного союза борьбы с раком, а Д. Балтимор в том же году – на симпозиуме в Колдспринг-харборской лаборатории Лонг-Айленда. Оба исследователя опубликовали свои данные в «Nature» и стали в 1975 г. лауреатами Нобелевской премии «за открытия, касающиеся взаимодействия между онкогенными вирусами и генетическим материалом клетки».

Банк генов (библиотека генов) – набор генов в культурах микроорганизмов (*кишечная палочка, дрожжи*), в которых хранятся введенные векторы, несущие один из генов. Банки генов вот уже 30 лет хранятся в замороженном состоянии. Клонированные таким способом гены выделяют при необходимости из клеток и используют для решения различных теоретических и практических задач в генетике, медицине и биотехнологии.

Бацíлла (лат. bacillus – палка) – крупная цилиндрической формы бактерия.

Безопáсность – 1) состояние защищенности интересов личности, общества и государства от внешних и внутренних угроз (*в частности, энергетическая или продовольственная безопасность*); 2) в экологии – совокупность мероприятий, обеспечивающих защиту человечества от неблагоприятных воздействий антропогенных факторов, нарушающих круговорот веществ в окружающей среде.

Безрédка Александр Михайлович (1870–1940) – известный иммунолог, соратник И.И. Мечникова. Важнейшие труды А.М. Безредки посвящены местному иммунитету. Изучая его механизм, он первым установил, что специфическая восприимчивость организма к микробам определяется чувствительными к ним клетками и предложил проводить местную вакцинацию. Выяснил механизм развития анафилактического шока, возникающего у людей после повторного введения иммунной лошадиной сыворотки, и с целью профилактики шока разработал метод дробного ее введения, который широко используется в медицине и в настоящее время.

Бéйеринк Мартин Виллем (1851–1931) – голландский ботаник, микробиолог и величайший таксономист. Основные на-

учные работы посвящены изучению развития высших растений и жизнедеятельности микроорганизмов. Предложил использовать светящиеся бактерии для изучения фотосинтеза. Выделил чистую культуру азотфиксирующих клубеньковых бактерий (1888), играющих большую роль в повышении плодородия почвы. Разработал метод обогатительных культур (1890). Изучая мозаичную болезнь табака, пришел к выводу о небактериальном происхождении болезни, а вызывающий ее агент назвал «живое флуидное заразное начало».

Белки́, *син.* протеины – класс биомолекул, относящийся к пищевым веществам (*нутриентам*). Молекула любого белка – полимер, структурные единицы которого представлены остатками аминокислот. Аминокислоты в молекуле белка соединены пептидной связью, образуемой карбоксильной группой одной аминокислоты и аминогруппой другой. Каждый вид организма имеет строго определенный набор белков. Различаются они составом аминокислот и порядком чередования их в полипептидной цепи. Общее число различных белков, встречающихся у всех видов живых организмов, колеблется в пределах 10^{10} – 10^{12} . Белки – обязательный компонент всех клеток, органов и тканей. На их долю приходится более 50 % общей массы сухого вещества. Международное название белков – протеины (*греч.* *protos* – первый) – подразумевает их первенство не только в массе, но и в количестве выполняемых функций (*структурная, каталитическая, регуляторная, транспортная, защитная, сократительная* и др.).

Белки участвуют также в самовоспроизводстве генов и их взаимодействиях, процессах обучения, памяти и мышления. По составу они подразделяются на простые (*протеины*) и сложные (*протеиды*). В составе протеинов содержатся только аминокислоты. Протеиды – комплексы белковых молекул с другими органическими и неорганическими веществами, которыми могут быть различные углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты, металлы, остатки фосфорной кислоты и др. По пространственной организации различают глобулярные и фибриллярные протеины. К глобулярным белкам, в частности, относят все ферменты.

Белок – сложное органическое соединение, состоящее из множества аминокислотных остатков, соединенных пептидными связями.

Белок теплового шока (Heat Shok Protein – HSP-70) – основная функция этого белка – предотвращать инактивацию

(денатурацию) других белков при ухудшении физико-химических условий среды, в частности при повышении температуры. Кроме этого, HPS-70 сильно ускоряет генетическую изменчивость «шокированных» клеток, стимулируя в них перемещение транспозонов – мобильных генетических элементов.

Бенасерраф Барух (1920) – венесуэльско-американский генетик, установивший, что способность реагировать на определенные антигены, обусловлена генами иммунного ответа (*IR-генами*), которые располагаются в главном комплексе гистосовместимости (*МНС*). Спустя 4 года он доказал, что взаимодействие между Т- и В-клетками рестриктируется (*сдерживается*) комплексом МНС, т.е. Т-клетки влияют на образование антител В-клетками лишь в том случае, если обе эти разновидности несут одинаковые IR-гены. Вскоре стало известно, что кодируемые IR-генами и трансплантационными генами белки, хотя и различаются по химическому строению, но функции их тесно связаны. Продукты трансплантационных генов называются сегодня *молекулами МНС класса I*, а продукты IR-генов – *молекулами класса II*. Признание важнейшей роли МНС в иммунных реакциях увенчалось присуждением в 1980 г. Бенасеррафу, Снеллу и Доссе Нобелевской премии «за открытия, касающиеся генетически определенных структур на клеточной поверхности, регулирующих иммунные реакции».

Бéntос (греч. venthos – глубина) – совокупность организмов, обитающих на дне водоема (в грунте и на его поверхности).

Бергмана правило – закономерное изменение размера тела животных, сопряженное с температурно-климатическими условиями; обусловлено уменьшением теплоотдачи при сокращении отношения поверхности тела к объему. Согласно этому правилу, у теплокровных (*гомойотермных*) животных одного вида или группы близких видов размеры тела больше в холодных частях ареала и меньше – в более теплых. Для животных с непостоянной температурой тела (*пойкилотермных*) отмечается обратная зависимость. Однако существует много исключений из данного правила. Так, для роющих млекопитающих решающим фактором, влияющим на размер тела, служит количество доступной пищи в зимнее время.

Бéринг Эмиль Адольф (1854–1917) – немецкий бактериолог и иммунолог, в 1901 г. стал первым лауреатом Нобелевской премии по физиологии и медицине за использование иммунной сыворотки при лечении дифтерии, что открыло новые пути в медицинской науке и дало «победоносное оружие» про-

тив смертельных болезней. В Нобелевской лекции Беринг официально признал, что сывороточная терапия при дифтерии стала возможной после получения Ф. Леффлером и П. Ру экзотоксина возбудителя дифтерии, с помощью которого и была получена нейтрализующая его сыворотка. В последние годы жизни Беринг, уже будучи Нобелевским лауреатом, создал вакцины против дифтерии и столбняка.

Бернár Клод (1813–1878) – французский физиолог и патолог. В возрасте 36 лет удостоился ордена Почетного легиона, а после выхода в 1855 г. его знаменитого труда «Введение в экспериментальную медицину» был избран членом Французской академии наук. Нет таких разделов в физиологии, где он не сделал бы открытий: изучал действие ядов и лекарственных веществ, давление газов в легких, состав мочи, работу нервов и желез внутренней секреции, процесс пищеварения и усвоения пищи, роль поджелудочной железы и печени в переваривании жиров и обмене сахаров, впервые установил наличие в организме гликогена как депо углеводов и тот факт, что клетки превращают питательные вещества в энергию с последующим образованием других соединений.

Бехтерев Владимир Михайлович (1857–1927) – российский невролог, психиатр, психолог, основатель нейрофизиологии и рефлексологии, опубликовавший свыше 600 научных работ по анатомии, физиологии и патологии нервной системы, социальной психологии, половому воспитанию и поведению ребенка раннего возраста. Основные исследования по нейрофизиологии Бехтерев обобщил в книге «Проводящие пути мозга» (1893), работая в должности профессора и заведующего кафедрой душевных болезней в Казанском университете. Спустя год получил приглашение от Петербургской медико-хирургической академии (МХА) возглавить кафедру душевных и нервных болезней. Переехав в Петербург, ученый сосредоточился на изучении физиологии мозга. В руководимой им клинике организовал первое в стране нейрохирургическое отделение. В 1895 г. выпустил второе издание книги «Проводящие пути мозга», за которую ему совместно с И.П. Павловым присудили высшую премию Российской академии наук имени К. Бэра. Через 4 года Бехтереву присваивается звание академика МХА, и он стал иностранным членом крупнейших европейских академий наук. В последующие годы издал фундаментальные труды «Основы учения о функциях мозга» (1907), «Общая диагностика болезней нервной системы» (1911–1915),

«Основы общей рефлексологии» (1918). Доказывал, что наследственность задает тип реакции, но формирование личности опосредуется социальной средой.

Бёрнет Фрэнк Макфарлен (1899–1985) – австралийский микробиолог, вирусолог и основоположник современной иммунологии. Член Австралийской академии наук. Основные исследования Ф. Бернета посвящены экологии вирусов, механизму их размножения и изменчивости. Детально изучил вирусы фибромы и миксомы. Открыл возбудителя Ку-лихорадки, которому присвоено его имя, является автором теории селекции клонов антителообразующих клеток, которая стала ключевой и определяющей в развитии иммуногенетики. В 1960 г. Ф. Бёрнету вместе с П. Медавара присуждена Нобелевская премия «за исследование приобретенной иммунологической толерантности».

Би... (лат. bis – дважды) – часть сложного слова, обозначающая «удвоение».

Бивалéнт (лат. bi – двойной, valens – сильный) – пара гомологичных хромосом, конъюгирующих между собой в мейозе, что происходит на стадии зиготены и сохраняется до анафазы первого деления.

Билатеральность (лат. bi – двойной, lateralis – боковой) – двусторонняя симметрия организмов.

Биоаккумуляция – прогрессирующее накопление токсичных веществ в тканях организмов, образующих высшие звенья пищевых цепей.

Биогельминты – паразитические черви, в жизненном цикле которых происходит смена хозяев. Вызываемые ими заболевания называют биогельминтозами (*тениоз, тениаринхоз* и др.).

Биогенетический закон Мюллера – Геккеля – каждая особь в своем индивидуальном развитии (*онтогенезе*) повторяет историю развития своего вида (*филогенеза*). При этом на самых ранних стадиях развития зародыша процесс онтогенеза представляет собой краткое повторение (*рекапитуляцию*) многих черт строения очень отдаленных предков, а на более поздних стадиях развития – более близких предков или более родственных ему современных форм.

Биогенные элементы – химические элементы, входящие в состав организмов и выполняющие определенные биологические функции. Из всех элементов, встречающихся в природе, около половины необходимы различным организмам. К важнейшим биогенам относят С, О₂, Н, N, S, Р.

Биогеография (греч. *bios* – жизнь) – наука о закономерностях распространения и распределения по земному шару различных сообществ организмов. Биогеография относится к числу наук о биосфере. В ее состав входят зоогеография и ботаническая география. Биогеография изучает флору, фауну в различных частях земного шара; ее районирование на суше и в океане, способность биоты к расселению; зависимость распространения биоценозов от экологических условий. Вместе с тем биогеография как прикладная наука выявляет природные ресурсы растительного и животного мира, пути их рационального использования и создания наиболее продуктивных искусственных биоценозов; разрабатывает меры борьбы с вредителями и болезнетворными микробами растений, животных и человека.

Биогеохимические круговороты – циркуляция веществ и химических элементов между различными компонентами биосферы. Движущими силами этих процессов являются поток энергии солнца и деятельность живого вещества. Круговороты элементов и веществ осуществляются за счет саморегулирующихся процессов взаимодействия продуцентов, которые создают первичное органическое вещество (*зеленые растения, фитопланктон и бактерии*), консументов, потребляющих его (*растительноядные и плотоядные животные*) и редуцентов (*деструкторов*), разлагающих мертвое органическое вещество до минерального (*бактерии, грибы и простейшие, земляные черви*).

Биогеоценоз (греч. *bios* – жизнь, *ge* – Земля, *koinos* – общий) – эволюционно сложившаяся, пространственно ограниченная, однородная, природная система, в которой функционально взаимосвязаны живые организмы и окружающая их абиотическая среда. Представляет собой сообщество различных организмов, находящихся в постоянном взаимодействии между собой и со всеми оболочками биосферы.

Биогеоценоз – целостная саморегулирующаяся и самоподдерживающаяся система, которая включает разнообразные виды растений, животных и микроорганизмов, относящихся к продуцентам, консументам, редуцентам. В биогеоценозах происходит обмен веществ и энергии между составляющими их организмами и окружающей средой. Этот термин был предложен В.Н. Сукачевым в начале 40-х гг. XX в., в период противостояния социалистической и буржуазной науки, в «пику» «буржуазному» понятию «экосистема», автор которого – А. Тенсли. Вплоть до начала 70-х гг. XX в. СССР развивалась не экология, а биогеоценология, и лишь в 1980-х гг. советские

биогеоценологи переименовались в экологов и вошли в научное мировое сообщество. Нередко понятия «*биогеоценоз*» и «*экосистема*» синонимизируют, что принципиально неверно.

Биогеоценоз – территориально однородная совокупность наземного биоценоза и условий среды его обитания, элементарная единица биосферы. Выделение водных биогеоценозов некорректно.

Экосистема – совокупность живых организмов и среды их обитания, связанных участием в системе круговорота веществ и передаче потока энергии. Экосистема – понятие безранговое, универсальное, оно используется для любых совокупностей организмов и условий среды, в том числе для пресноводных водоемов и морей. Таким образом, любой биогеоценоз – это экологическая система, но не наоборот.

Биоиндикаторы (*греч.* bios – жизнь, *лат.* indicator – указатель) – санитарно-показательные микроорганизмы, лишайники, другие виды низших растений, по наличию и состоянию жизнедеятельности которых изучают микробную обсемененность или загрязненность окружающей среды антропогенными факторами опасности.

Биологические ритмы – периодически повторяющиеся изменения в интенсивности и характере биологических процессов в организме в течение суток (*циркадианные ритмы*), лунного месяца, сезона и года (*циркалунные* и *циркааннуальные*).

Биологические часы – строгая периодичность физиологических процессов, обусловленная наличием в организме человека и животных так называемых «*внутренних часов*». Точная их работа координируется «генами времени», «белками времени» и «гормонами времени». Способностью отсчета времени обладают клетки и организм в целом. Клеточные биологические часы специалисты образно называют *малыми*. Организменные, или большие биологические, часы у некоторых животных и птиц находятся, как полагают, в шишковидной железе (*эпифизе*), которая вырабатывает «гормон времени» (*мелатонин*), имеющий прямое отношение к главному околосуточному ритму «сон–бодрствование», а следовательно, – к околосуточным (*циркадианным*) часам. Подобный «часовой механизм» соотносит физиологические процессы в организме не только с изменениями освещенности в течение суток, но также с колебаниями влажности, атмосферного давления, температуры воздуха, состоянием магнитного поля Земли и др.

Биоло́гия – наука о живой природе. Термин «*биология*» предложен в 1802 г. независимо друг от друга французским и

немецким учеными Ж. Ламарком и Г. Тревиранусом. Предметом изучения биологии являются структурная организация и функциональные особенности живых существ, их происхождение, развитие и распространение в окружающей природе. Объектом изучения традиционной биологии всегда была и остается целостная живая природа, воспринимаемая как единая система во всем многообразии ее форм и связей.

Биомасса – общая масса особей одного вида, группы видов (*растений, микроорганизмов, животных*) или экосистемы в целом на единицу поверхности или объема местообитания в определенный момент времени.

Биометрия – математический метод, основу которого составляют приемы вариационно-статистического анализа материала. Биометрия основывается на анализе массовых данных, на законе больших чисел и теории вероятности. Объектом биометрии служит варьирующий признак, учтенный в группе особей (*индивидов*), имеющей достаточную численность и являющейся однородной по ряду других признаков. Варьирующий признак принято обозначать буквой (*x*). Варьирование признака у особей однородной группы обусловлено, с одной стороны, различиями в наследственности, а с другой – влиянием внешних и внутренних факторов. Варьирующие признаки могут быть качественными и количественными.

Биопсия (*греч. bios – жизнь, opsís – вид, зрелище*) – прижизненное иссечение части ткани или органа для исследования с диагностической целью (*например, трихинеллеза, филяриатоза, при подозрении опухолеобразования*).

Биоразнообразие – разнообразие биотических сообществ в биосфере и самый важный ресурс планеты, поддерживающий круговорот веществ в природе, гомеостаз экосистем в целом. Проблема сохранения биоразнообразия становится все более актуальной в связи с усиливающимся антропогенным загрязнением биосферы. Пагубные последствия обеднения жизни на Земле сказываются уже более трех десятилетий, и, если его не остановить, приведут к экологической катастрофе. Правовой базой охраны биологического разнообразия являются важные решения международных конференций по окружающей среде и природопользованию, положенные в основу стратегии устойчивого развития экономики, принятой всеми членами ООН. В частности, к ним относятся Бернская конференция об охране дикой флоры, фауны и природной среды обитания в Европе (1979), «Конвенция о биологическом раз-

нообразии» в Рио-де-Жанейро (1992), «Общеввропейская стратегия в области биологического и ландшафтного разнообразия» (1995) и другие соглашения и конвенции.

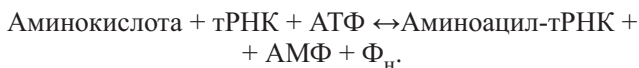
Биосинтез (*греч.* bios – жизнь, synthesis – соединение) – синтез разнообразных органических веществ, происходящий в живой системе, катализируемый и регулируемый внутриклеточными ферментами.

Биосинтез белка – процесс реализации последовательного соединения аминокислот в полипептидные цепи на рибосомах, кодируемый генами ядра клеток, митохондрий и хлоропластов, при участии матричных (*информационных*) РНК, транспортных РНК, различных специфических ферментов и белковых факторов.

Выделяют пять основных этапов биосинтеза белка:

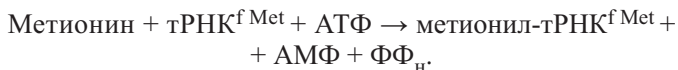
- 1) активация аминокислот;
- 2) инициация полипептидной цепи;
- 3) элонгация;
- 4) терминация и высвобождение;
- 5) сворачивание полипептидной цепи.

Активация аминокислот. На первом этапе биосинтеза белка аминокислоты присоединяются эфирной связью к соответствующим им тРНК. Процессы эти катализируются в присутствии ионов Mg^{2+} 20 аминоацил-т-РНК-синтетазами, каждая из которых специфична по отношению к одной аминокислоте и соответствующей тРНК:

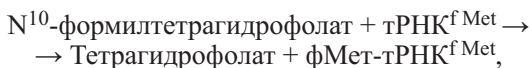


Инициация полипептидной цепи. На втором этапе иРНК, содержащая информацию о данном полипептиде, связывается с малой субчастицей рибосомы, а затем – и с иницирующей аминокислотой, прикрепленной к соответствующей тРНК. В результате образуется так называемый иницирующий комплекс тРНК, несущий иницирующую аминокислоту, он взаимодействует по принципу комплементарности с находящимся в составе иРНК особым триплетом АУГ (*в некоторых случаях ГУГ*), т.е. кодоном, который сигнализирует о начале полипептидной цепи. Осуществлению этого процесса, который требует молекулы гуанозинтрифосфата (ГТФ), «помогают» три специфических белка, присутствующих в цитозоле и называемых *факторами инициации*. Они обозначаются как IF-1, IF-2 и IF-3. Инициация протекает следующим образом. Фактор IF-3

вступает во взаимодействие с 30S-субчастицей рибосомы, а фактор IF-2 соединяется с ГТФ. К образовавшемуся комплексу IF-2-ГТФ присоединяется формилметионил-тРНК. N-формилметионин является начальным N-концевым аминокислотным остатком при биосинтезе белков у *E.coli* и всех других микроорганизмов. Синтез его осуществляется в результате двух последовательных реакций. Сначала метионин присоединяется с помощью метионил-тРНК-синтетазы к особой иницирующей метиониновой тРНК, т.е. к тРНК^{f Met}:



Во второй реакции формильная группа с помощью специфической трансформилазы переносится от донора N-формилтетрагидрофолата к аминогруппе метионинового остатка:



с которым и реагирует 30S-субчастица рибосомы, содержащая IF-3. В результате получается комплекс 30S-IF-3-ГТФ-IF-2-фMet-тРНК^{f Met}, к которому 5'-концом присоединяется иРНК при участии иницирующего фактора IF-1. На заключительном этапе инициации присоединяется 30S-субчастица. При этом высвобождаются все три фактора инициации, а также ГДФ и Ф_H. Все перечисленные процессы направлены на «сборку» рибосомы и подготовку ее для синтеза полипептидной цепи.

Элонгация. На третьем этапе биосинтеза белка инициаторная формилметионил-тРНК^{f Met} перемещается из А-участка рибосомы в Р-участок, а с А-участком, где уже находится следующий кодон, связывается новая аминоацил-тРНК. Для осуществления элонгации необходимы: 1) иницирующий комплекс; 2) новая аминоацил-тРНК, соответствующая следующему триплету иРНК; 3) растворимый белок цитозоля, называемый *фактором элонгации EF-T*; 4) ГТФ.

На первой стадии цикла элонгации сначала происходит связывание следующей аминоацил-тРНК с комплексом. Для этого процесса у бактерий требуется ГТФ и специфический цитоплазматический белок элонгации EF-T, состоящий из двух субъединиц EF-Tu и EF-Ts. Необходимая энергия для протекания этих реакций поступает из ГТФ, который гидролизуетс до ГДФ и Ф_H. Затем происходит образование пептидной связи. Для этого в пептидилтрансферазном центре, локализованном

на 30S-субчастице рибосомы, осуществляется перенос формилметионинового остатка, находящегося в Р-участке рибосомы, на аминокгруппу аминокислотного остатка, расположенного в А-участке. В результате взаимодействия аминокгруппы вновь поступившей в рибосому аминокислоты с карбоксиллом предыдущей аминокислоты формируется пептидная связь. Затем осуществляется транслокация в рибосоме иРНК на один кодон (*триплет*). При этом дипептидил-тРНК перемещается в Р-участок, а вытесненная инициаторная тРНК^{мет} уходит с рибосомы. Считывание информации с иРНК идет в направлении $5' \rightarrow 3'$. Цикл элонгации повторяется многократно, т.е. столько раз, сколько аминокислотных остатков входит в состав будущего белка. Элонгация заканчивается тогда, когда в рибосому на иРНК поступает сигнал окончания синтеза белка. Им является один из триплетов – УАА, УАГ, УГА.

Терминация и высвобождение. Начинается четвертый этап биосинтеза белка с приходом в рибосому терминирующих кодонов. В этом процессе участвуют многие белковые факторы: у *E. coli*, например, белок RF-1, который узнает кодоны УАА и УАГ, и белок RF-2, реагирующий на УАА и УГА кодоны.

Сворачивание полипептидной цепи. Новосинтезированный белок остается биологически неактивным до тех пор, пока он не свернется с образованием присущей ему нативной конформации, которая определяется аминокислотной последовательностью. Этот процесс может протекать самопроизвольно уже во время синтеза полипептидной цепи. Однако часто новообразованная полипептидная цепь не может принять окончательную конформацию, пока она не подвергнется процессингу – ковалентной модификации N- и С-концов полипептидной цепи, удалению сигнальных последовательностей, фосфорилированию гидроксикаминокислот, карбоксилированию, метилированию их групп, присоединению к полипептидам боковых углеводных цепей, добавлению к ним простетических групп, образованию в них дисульфидных мостиков.

Биосфера (греч. *bios* – жизнь, *sphaira* – шар) – глобальная экосистема, представленная, с одной стороны, 5 млн видов организмов, населяющих Землю (*биотический компонент*), а с другой – физической средой (*абиотический компонент*), дающей им пристанище. Как область жизни и наружная оболочка Земли биосфера представлена частью атмосферы высотой до озонового экрана (20–25 км), литосферой до 2–3 км в глубину и полным объемом гидросферы. Термин ввел австрийский геолог Э. Зюсс (1875), а целостное учение о биосфере как среде

обитания и функционирования организмов развил В.И. Вернадский. По его представлению, «*в биосфере существует не жизнь, от окружения независимая, а живое вещество*».

Качественно новый этап в развитии биосферы наступил в современную эпоху, когда деятельность человека, преобразующая поверхность Земли, стала соизмеримой по своим масштабам с геологическими процессами. При этом использование природных ресурсов происходит без учета закономерностей развития и функционирования биосферы. В результате вырубки лесов, осушения болот, затопления полей, строительства городов, прокладывания дорог, распахивания целинных земель изымаются большие ее пространства, что нарушает круговорот веществ, ставит под угрозу гомеостаз биосферы и составляющих ее экосистем разных рангов, начиная от капли воды до океанов и материков.

Биота – исторически сложившаяся совокупность видов растений, животных и микроорганизмов на определенной территории (*в отличие от биоценоза биота не всегда имеет тесные экологические связи*).

Биотехнология (*греч.* bios – жизнь, techne – умение, мастерство) – совокупность методов и приемов использования биологических агентов в технике и промышленном производстве для получения необходимых продуктов. К биотехнологии относится также генная инженерия (*см. Генная инженерия*).

Биотин, *син.* витамин Н, биоцитин – биологически активное вещество из группы витаминов, участвующее в биосинтезе кислот и стерина. Биотин продуцируется микрофлорой кишечника и содержится во многих продуктах животного и растительного происхождения, в частности в свиной и говяжьей печени (200–250 мкг/100 г), соевых бобах (60 мкг/100 г), желтке куриного яйца (30 мкг), в меньшем количестве – в молоке, почках, рисе и других продуктах. У людей с дефицитом биотина, который возникает при нерациональном питании или употреблении неумеренно большого количества сырых яиц, прочно связывающих биотин, появляется тошнота, рвота, происходит выпадение волос, развивается дерматит. Нарушение обмена биотина происходит при сахарном диабете, хронических гепатитах, атеросклерозе, гипертонической болезни и других заболеваниях.

Биотип (*греч.* bios – жизнь, tipos – форма) – определенная форма конкретного вида организма, сходная с ним по генотипу, но отличающаяся некоторыми фенотипическими особенностями.

Биотический потенциал – показатель, отражающий максимум потомков одной пары (*или одной особи*) за единицу времени. Величина биотического потенциала у разных видов организмов различна. Например, трихинелла за весь жизненный цикл откладывает около 2 тыс. личинок, матка медоносной пчелы – 50 тыс. яиц, луна-рыба – до 3 млрд икринок, аскарида – 240 тыс. яиц за сутки. Правда, в природе биотический потенциал никогда полностью не реализуется.

Биотоп (*греч.* bios – жизнь, topos – место, местность) – участок суши или водоема с однотипными условиями рельефа и характером почвенного покрова, водного режима, климата и других абиотических факторов, занятый определенным биоценозом, включающим нередко возбудителей инфекционных болезней человека (*см.* Природная очаговость болезней). В наиболее общем виде биотоп – это неорганический компонент биогеоценоза, в более узком смысле, по отношению к животному населению в понятие биотоп включают характерный для него тип растительности. Примерами биотопа могут служить заболоченный кочковатый луг у берега озера в лесной полосе, пологий глинистый склон балки в северной пустыне, илистое дно тропического моря на мелководье и др. В пределах биотопа различают микробиотопы. Так, на склоне оврага имеются более крутые и менее крутые, выпуклые и вогнутые участки, различающиеся по освещенности и увлажнению, а в лесу – менее освещенные участки под кронами деревьев и более освещенные, межкروновые участки с некоторыми особенностями почв, микроклимата. Сходные биотопы обычно объединяют в округа жизни – биохоры (*например, степной, лесной, пустынный, литоральный*), а биохоры – в области жизни (*суша, моря и океаны, внутренние водоемы*).

Биохоры – *см.* Биотоп.

Биоценоз (*греч.* bios – жизнь, koinos – общий), *син.* ценоз – высокоскоррелированное сообщество организмов – продуцентов, консументов, редуцентов – населяющих один биотоп. Примером биоценоза может служить совокупность всех живых организмов участка леса, ручья или пруда. При этом совокупность растений, входящих в биоценоз, называют *фитоценозом*, а совокупность животных – *зооценозом*. Различают первичные биоценозы, исторически сложившиеся в природе (*целинная степь, девственный лес*), и вторичные биоценозы, измененные деятельностью человека. Особую категорию представляют агробиоценозы, созданные и регулируемые челове-

ком. При обозначении разных биоценозов нередко употребляется термин «ценоз».

Биоцентризм – мировоззренческая парадигма, согласно которой признается изначальная ценность любого организма и право его на существование, независимо от потребительской ценности для человека. Такое мировоззрение, проповедующее мораль в отношении растительно-животного мира, должно быть положено в основу современного экологического образования и воспитания людей.

Биоэтика – этика взаимоотношений людей при разрешении морально-нравственных проблем жизни–смерти (*клонирование, суррогатное материнство, аборт, эвтаназия*). В экологии биоэтику отождествляют с экологической этикой неоантропоцентристов, утверждающих, что нравственными и безнравственными могут быть поступки человека не только по отношению к другим людям, но и по отношению ко всем живым существам.

Бифуркация (*лат. bifurcus – раздвоение*) – раздвоение, например, стебля, трахеи на два бронха; точка ветвления траектории движения химической или физической неравновесной системы при ее структурной перестройке; процесс перехода постепенных количественных изменений (*параметров*) системы в качественно новое состояние (*одно из основных понятий синергетики*); внезапность, неожиданность, прерывание постепенности, событие, нечто неожиданное, что не может быть предсказано детерминистически (*в общей теории систем*).

Бихевиоризм (*англ. behaviour – поведение*) – ведущее направление американской психологии 1-й половины XX в. Бихевиористы считали предметом психологии не сознание, а поведение, понимаемое как совокупность двигательных и сводимых к ним словесных и эмоциональных ответов (*реакций*) на воздействия (*стимулы*) внешней среды.

Необихевиоризм, пытаясь преодолеть ограниченность основной схемы бихевиоризма «стимул–реакция», ввел в нее опосредующее звено – «промежуточные переменные» (*различные познавательные и побудительные факторы*). Бихевиористы утверждают, что при надлежащем воспитании из любого человека можно «вылепить» все, что угодно; человек для них не субъект, а объект.

Блámберг Барух (1925) – американский врач, генетик и иммунолог, раскрывший тайну вирусного гепатита В. Изучая полиморфизм белков сыворотки крови человека, в 1957 г.

Бламберг выявил в крови больных гемофилией, которым многократно делали переливание крови, необычный белок. Ранее он обнаруживался только в крови австралийских аборигенов, и поэтому ученый назвал его *австралийским антигеном*. В ходе дальнейших исследований он доказал, что этот антиген постоянно присутствует у большинства больных гепатитом В. Это открытие Бламберга явилось первым шагом в широкомасштабных исследованиях, позволивших спасти здоровье тысячам людей, и стимулировало проведение широких исследований по изучению этиологии гепатита В. Вначале были разработаны методы лабораторного контроля донорской крови, что значительно уменьшило число случаев заболевания гепатитом после ее переливания. Вскоре Д. Дейну удалось открыть ранее неуловимый вирус гепатита В, после чего была создана вакцина для профилактики данного гепатита. В 1976 г. Б. Бламберг был удостоен Нобелевской премии за исследование гепатита В.

Бластомёры (греч. blastos – росток, meros – часть) – общее название эмбриональных клеток, образующихся в процессе дробления яйца. Бластомеры не растут и при каждом последующем митотическом делении уменьшаются вдвое, вплоть до образования бластулы.

Бластопёр (греч. blastos – росток, poros – отверстие) – отверстие, через которое полость гастролы – двухслойного зародыша – сообщается с внешней средой.

Бластоцель (греч. blastos – росток, koilos – полый), *син.* полость дробления, сегментационная полость – полость бластулы, развивающаяся из яйцеклетки с голобластическим (*полным*) дроблением, при котором яйцеклетка целиком расходуется на образование зародыша. Бластоцель заполнена жидкостью, отличающейся по химическому составу от внешней для зародыша среды. У позвоночных можно констатировать три формы трансформации бластоцели: исчезновение в результате разрыхления клеток бластодермы; слияние с гастрощелью (*у некоторых амфибий и рептилий*); превращение в гастрощель (*птицы, млекопитающие*).

Бла́стула (греч. blastos – росток, зародыш) – заключительная стадия дробления яйца, представляющая собой многоклеточный однослойный зародыш. В типичном случае, например у ланцетника, бластула – это сферический полый пузырек, стенка которого – бластодерма – состоит из клеток (*бластомеров*), а центральная полость (*бластоцель*) наполнена жидкостью. Бластоцель может быть различных размеров или пол-

ностью отсутствовать. У млекопитающих и человека в результате дробления образуется зародыш, который называют не бластулой, а бластоцистой, так как стенкой является не бластодерма, а зачаток трофобласта. У млекопитающих морула (*16-клеточный зародыш*) состоит из двух типов клеток. Одни из них – светлые – располагаются на периферии, другие – темные – находятся в центре зародыша. Из светлых бластомеров образуются окружающий зародыш трофобласт (*греч.* trophos – питание), обеспечивающий имплантацию зародыша в слизистую оболочку матки, и хорион, дающий в дальнейшем большую часть плаценты. Зародыш формируется потомками внутренних клеток 16-клеточного зародыша. Зародыш (*эмбриобласт*) в это время имеет вид узелка, расположенного на внутренней поверхности трофобласта. Внутренняя клеточная масса (*эмбриобласт*) бластоцисты, состоящая из 64 бластомеров, в дальнейшем дает начало зародышу.

Близнецы dizиготные (двуяйцевые) – близнецы, развившиеся из двух одновременно оплодотворенных яйцеклеток. По генотипу они сходны с обычными братьями и сестрами, т.е. имеют в среднем по 50 % идентичных генов. Двуяйцевые близнецы отличаются от них только тем, что развивались в органе матери одновременно.

Близнецы монозиготные (однойяйцевые) – близнецы, имеющие одинаковый генотип, развившиеся из одной оплодотворенной яйцеклетки (*зиготы*), разделившейся при первом дроблении на две части.

Боб – многосемянный плод семейства бобовых. Состоит из двух длинных створок, в которых короткими семяножками крепятся семена, расположенные в один ряд.

Боковой корень – корень, берущий начало от другого, более старого. Если последний является *первичным*, то боковой носит название *вторичного*.

Бокс Гольдберга – Хогнесса (Hogness box), син. ТАТА-бокс – нуклеотидная последовательность, расположенная за 25 нуклеотидов до сайта инициации транскрипции эукариотических генов, с которым связывается РНК-полимераза II; обычно состоит из 8 нуклеотидов.

Бокс (блок) Прибнова (Pribnow box) – каноническая нуклеотидная последовательность ТАТААТГ, которая находится перед стартовой точкой бактериальных генов и с которой связывается РНК-полимераза.

Болезни импринтинга (англ. imprint – оставлять след), *син.* болезни «хромосомной памяти» – болезни, несущие «отпечатки» родительских организмов. Классическим примером болезней импринтинга служат наследственный синдром Прадера – Вилли, когда ребенок наследует делецию гена на отцовской хромосоме 15, и аналогичный ему синдром Ангельмана, причиной которого становится та же делеция гена на материнской хромосоме 15. К настоящему времени у человека обнаружено около 30 болезней импринтинга.

Болезни молекулярные – вирусные и наследственные болезни, в основе которых лежат нарушения структуры и функции генов, вызывающие нарушения самых различных процессов метаболизма и гуморально-клеточных реакций иммунитета.

Болезни мультифакториальные – болезни с наследственной предрасположенностью, провоцируемые социально-средовыми факторами. Такими заболеваниями, в частности, являются: ревматические болезни; ишемическая болезнь сердца; язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки; гипертоническая болезнь; бронхиальная астма; сахарный диабет; шизофрения; псориаз и др. Некоторые ученые утверждают, что к категории мультифакториальных можно причислить 92–93 % всех хронических болезней человека неинфекционной природы.

Болезни накопления (лизосомные болезни) – следствия нарушения активности лизосомных ферментов в клетках или отложения различных веществ в межклеточном веществе. Классическим примером последних являются гликогенозы, при которых в клетках печени и мышц накапливается гликоген из-за отсутствия в организме фермента, участвующего в цикле его расщепления до глюкозы.

Болезни хромосомные – врожденные наследственные болезни, связанные с хромосомными или геномными мутациями, которые проявляются как пороки развития новорожденных. Всех их объединяют общим термином «хромосомные аномалии».

Болезни экспансии тринуклеотидных повторов – болезни, обусловленные нарастающим числом копий тринуклеотидных повторов (*триплетов*) в генах из поколения в поколение. Феномен экспансии числа триплетов в родословной был обнаружен при синдроме Мартин-Белл (*синдроме ломкой X-хромосомы*). При этом оказалось, что у здоровых людей число повторов ЦГГ в X-хромосоме колеблется от 5 до 50. Увеличение

копий ЦГТ до 200 повторов приводит к развитию слабоумия. Издавна известная хorea Гентингтона тоже является болезнью экспансии тринуклеотидных повторов 14-й хромосомы.

Болезнь – симптомокомплекс всех нозологических (*классифицированных*) заболеваний (*гастрит, сахарный диабет, грипп* и т.п.). Эксперты ВОЗ под болезнью понимают отсутствие здоровья, а в социальной гигиене и здравоохранении – это статистический показатель состояния здоровья населения или число лиц с данной болезнью по отношению к общей численности людей, проживающих на данной территории, в процентах или количестве зарегистрированных случаев на 1, 10 или 100 тыс. населения.

В широком смысле слова болезнь можно определить как состояние организма, при котором происходит мобилизация приспособительных механизмов, компенсирующих структурные повреждения и функциональную недостаточность органов.

В экологическом аспекте под болезнью следует понимать повреждения тканей, клеток или их компонентов, которые подвергают риску выживание организма в окружающей его среде. Определяя болезнь с позиции экологии, следует отметить, что причиной многих из них является само поведение людей. Имеется в виду загрязнение окружающей среды вредными для здоровья отходами производства, отравление легальными и нелегальными наркотиками, гипокинезия и др.

Боль – своеобразное психофизиологическое состояние человека, возникающее в результате воздействия сверхсильных раздражителей, вызывающих органические или функциональные нарушения в организме. Общепринятым было определение боли как ощущения. В связи с развитием системного подхода в физиологии и медицине более целесообразно рассматривать боль как интегративную реакцию организма, который мобилизует самые разнообразные механизмы для защиты от воздействия травмирующего фактора.

Бордэ Жюль (1870–1961) – бельгийский бактериолог и иммунолог, основоположник неинфекционной иммунологии, показавший, что не только патогенные микроорганизмы, но и все другие, чуждые для организма клетки, введенные в организм, вызывают ответную иммунную реакцию. Опыты Борде по иммунному отторжению эритроцитов помогли К. Ландштейнеру открыть группы крови человека. Именно за этот вклад в иммунологию Борде в 1919 г. был удостоен Нобелевской премии. Совместно с О. Жангу описал высокочувствительную реакцию

связывания комплемента, которая широко используется в определении видовой принадлежности разнообразных видов микроорганизмов и для определения наличия антител в сыворотках крови больных. В 1906 г. открыл возбудителя коклюша.

Борьба за существование – метафорическое понятие, включающее все внутривидовые и межвидовые отношения, а также взаимоотношения организмов с факторами неживой природы. Борьба за существование – движущая сила эволюции.

Брахидактилия (греч. brachys – короткий, daktylos – палец), *син.* короткопалость – наследственная аномалия в развитии скелета. Определяется доминантным мутантным геном, расположенным в одной из аутомосом. У носителей этого гена не только укорочены фаланги пальцев рук и ног, но часто и редуцировано (*уменьшено*) число фаланг пальцев. Такие люди характеризуются низким ростом (*мужчины – в среднем 159 см*), укорочением ног и рук. Причиной укорочения конечностей является дефект эпифизов трубчатых костей, от которых зависит рост кости в длину. Брахидактилия почти не сказывается на здоровье и репродуктивной функции таких людей. Родословная с этой аномалией скелета четко прослежена у потомков графа Шрюсбери, родившегося в 1390 г. В останках графа, найденных при ремонте склепа, в котором он был погребен, были обнаружены такие же аномалии, как у всех его потомков четырнадцати поколений.

Брожение – ферментативное расщепление органических веществ, преимущественно углеводов, на более простые недоокисленные продукты (*спирты, органические кислоты*) с освобождением энергии, используемой для поддержания жизнедеятельности. Большинство типов брожения протекает в анаэробных условиях. Брожение могут осуществлять не только прокариоты, но и эукариоты. В отличие от аэробного и анаэробного дыхания (*см.* Анаэробное дыхание), при котором синтез АТФ сопряжен с функционированием электрон-транспортной цепи, при брожении имеет место только субстратное фосфорилирование (*см.* Фосфорилирование).

Броун Роберт (1773–1858) – шотландский ботаник, первооткрыватель хаотического теплового движения частиц, названного впоследствии в его честь *броуновским*.

Брюс (Брус) Дейвид (1855–1931) – английский бактериолог, паразитолог и эпидемиолог. Открыл на острове Мальта в 1886 г. возбудителя бруцеллеза козье-овечьего вида и установил способ его передачи людям через молоко от больных животных. Благодаря этому открытию заболевание было ликвиди-

ровано. В Африке описал несколько видов трипаносом, в частности возбудителя сонной лихорадки у человека, и доказал, что ее природным резервуаром являются антилопы, переносчиком – мухи-госины (*цеце*), заражающиеся при кровососании.

Бытие в философии – существующий независимо от сознания человека материальный мир; в обиходе – объективный мир.

Бэр Карл Максимович (1792–1876) – российский академик, основатель эмбриологии и географ. В истории естественных наук имя Бэра осталось на века как первооткрывателя яйцеклетки человека и млекопитающих. Бессмертная заслуга его еще и в том, что он первым сформулировал закон зародышевого сходства, установив, что в ранней фазе развития эмбрионы всех позвоночных, независимо от принадлежности к тому или иному классу, настолько сходны между собой, что их трудно отличить друг от друга.

С 1834 г. К. Бэр становится неутомимым географом и исследователем природных богатств страны, ее флоры и фауны. Изучая закономерности формирования речных долин, установил, что у рек, текущих по меридиану, западный берег всегда более крутой, так как его размывает течение, которое отклоняется из-за вращения Земли. Это положение известно как закон Бэра.

Бюффон Жорж Луи Леклерк (1707–1788) – французский ученый-трансформист, один из 40 бессмертных членов Французской академии наук. В круг его интересов входили математические исследования, ботаника, лесоводство и животный мир. С 1739 г. был интендантом Королевского сада на протяжении 50 лет. Опубликовал множество научных докладов, написал 36-томную «Естественную историю». Стал членом многих научных академий, получил графский титул, а его статуя, изготовленная по заказу Людовика XIV, еще при его жизни была установлена перед входом в Королевский кабинет натуральной истории. В работах Бюффона по натуральной истории главенствующей была мысль о естественном происхождении окружающего мира. Так, по одной из его гипотез, Солнечная система – это часть кометы, оторвавшаяся от нее вблизи Солнца. Вся история рассматривалась им как череда закономерно сменявших друг друга эпох. Он предложил концепцию возникновения жизни на Земле, одним из первых сформулировал биологические критерии вида, составил классификацию животных. Большинство гипотез и идей Бюффона оказались неверными, но имя его не забыто, он часто цитируется в различных областях науки. В частности, его концепция естественно-научного объяснения истории Земли, в которой биологические

факторы соотносятся с геологическими, позволила некоторым историкам науки считать Бюффона одним из родоначальников глобальной экологии.

В

Вави́лов Николай Иванович (1887–1943) – великий русский биолог, академик АН СССР, сформулировавший закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, который отражает общебиологическое явление, характерное для всех представителей живого мира. Обосновал эколого-географические принципы селекции растений.

Ва́ксман Зельман (1888–1973) – всемирно известный биохимик, положивший начало выделению антибиотиков от почвенных актиномицетов. Научные исследования З. Ваксмана начались в 30-х гг. XX в. и были посвящены роли микрофлоры почвы в формировании ее плодородия. С 1932 г., начав изучать процесс разрушения в почве микобактерий туберкулеза (*по заказу Американской национальной ассоциации*), установил, что возбудитель погибает вследствие воздействия на него актиномицетов. Выделить из них губительно действующий на туберкулезные бактерии и нетоксичный для человека антибиотик стрептомицин удалось только через 11 лет. Как лечебный препарат он начал широко использоваться при туберкулезе с 1946 г. и за несколько лет спас от неминуемой смерти миллионы тяжелобольных. За это открытие в 1952 г. З. Ваксман был награжден Нобелевской премией. Получение стрептомицина знаменовало новое направление поиска других антибиотиков, продуцируемых почвенными актиномицетами, из которых в настоящее время получено более сотни антимикробных препаратов.

Ваку́бль (*лат.* vassus – пустой) – обособленный мембраной участок цитоплазмы, заполненный жидкостью (*соком*); часть лизосомального компартмента клетки.

Вакци́ны – целый ряд профилактических препаратов из микробов и вирусов, которые, активируя иммунокомпетентные клетки организма, вызывают образование иммуноглобулинов и развитие многих других защитных иммунологических процессов, обеспечивающих невосприимчивость к инфекционным болезням. При этом создаваемый ими активный искусственный иммунитет, так же как постинфекционный, возника-

ет через 10–14 дней и, в зависимости от качества вакцины и индивидуальных особенностей организма, сохраняется от нескольких месяцев до нескольких лет. Массовое проведение прививок позволяет создать коллективный активный иммунитет и обеспечить эпидемиологическое благополучие населения. Регулируется государственными законами и проводится по эпидемическим показаниям при угрозе эпидемий, риске заболевания при выезде в регионы с природной очаговостью по особо опасным инфекциям или в плановом порядке – при осуществлении декретированных (*лат. decretum* – постановление) прививок. Изредка вакцины используются при лечении. Для специфической профилактики инфекций в настоящее время предложено две группы вакцин: 1) традиционные, давно апробированные на практике бактериальные, риккетсиозные и вирусные корпускулярные (*цельноклеточные, вирионные*), молекулярные (*субклеточные, субвирионные*), моно- и ассоциированные вакцины; 2) вакцины нового типа, многие из которых пока не нашли широкого применения.

Ван-дер-Ваальса взаимодействия – это слабые силы притяжения между неполярными молекулами или их частями, вызывающие колебания атомов (например, электрические моменты, создаваемые электронами) или групп атомов (тепловые вибрации), индуцирующие подобные флуктуации в соседних молекулах (резонанс).

Введёнский Николай Евгеньевич (1852–1922) – выдающийся российский физиолог, основоположник физиологии нервно-мышечного аппарата. Всю свою жизнь Введенский посвятил выяснению основных закономерностей работы нервно-мышечной системы. Выслушивая с помощью телефона импульсы, которые передаются по нерву во время его работы (1883), он первым установил, что нервное возбуждение – процесс ритмический, и неопровержимо доказал относительную неутомляемость нервов. Далее Введенский обнаружил, что нерв, мышца и нервные окончания (*синапсы*) обладают различной функциональной подвижностью (*лабильностью*), измеряемой количеством волн возбуждения, которое может воспроизвести в секунду возбудимая ткань. После долгих лет работы с нервно-мышечным аппаратом Введенский обосновал теорию нервного торможения, широко известную в мировой физиологической литературе как «*торможение Введенского*», установив, что при каждой одиночной волне возбуждения ткань (*нерв, мышца*) последовательно переживает «интервал

невозбудимости», переходящий в «экзальтационную фазу». В 1901 г. Введенский, изучая реакцию возбудимой ткани на воздействие раздражителей, ввел в физиологию понятие *парабиоза* и выделил в нем три фазы: 1) провизорную, или уравнительную, в которой способность нерва к проведению ритмических импульсов одинаково снижена для раздражений любой силы; 2) парадоксальную, в которой сильные раздражения не передаются через измененный участок нерва, а слабые способны вызывать сокращения связанной с этим нервом мышцы; 3) тормозящую, в которой нерв утрачивает всякую способность к проведению возбуждения.

Вегетативное размножение – один из способов бесполого размножения, при котором дочерний организм образуется из группы клеток материнского организма. Дочерние особи при таком размножении генетически идентичны материнским (*родительским*).

Вегетативный – относящийся к бесполому размножению или нерепродуктивным частям растения.

Ведущая цепь – цепь ДНК, непрерывно синтезирующаяся при редупликации в 5'-3' направлении (*читается как пять штрих, три штрих*).

Везалий Андреас (1514–1564) – бельгийский анатом, основоположник современной анатомии. Издал «Анатомические таблицы» и в 1543 г. опубликовал знаменитый трактат «О строении человеческого тела» в 7 книгах. В первой из них он описал кости скелета и хрящи, во второй – связки и мышцы, в третьей – сосуды, в четвертой – нервы, в пятой – органы пищеварения и мочеполовую систему, в шестой – органы дыхания и сердце; доказал, что в перегородке между правым и левым желудочками сердца нет пор, наличие которых отмечали до него все другие анатомы. Описывая анатомию органов, Везалий создал новую и уточнил старую анатомическую терминологию.

Везикула (*лат. vesicula* – пузырек) – образование, имеющее вид пузырька.

Вейсман Август (1834–1914) – немецкий зоолог, теоретически разработавший учение о зародышевой плазме как основе наследственности, индивидуального развития и эволюционного процесса. В концепции зародышевой плазмы он исходил из того, что в многоклеточных организмах имеется два типа клеток – соматические, быстро стареющие и умирающие, и потенциально бессмертные половые клетки, содержащие за-

родышевую плазму и дающие начало следующим поколениям. Изменение соматической плазмы, вызванное влиянием внешних причин, утверждал он, не наследуется. По наследству может передаваться лишь та изменчивость, которая происходит в зародышевой плазме. При оплодотворении, говорил он, происходит смешение зародышевой плазмы двух особей. Но так как при созревании она редуцируется, и половая клетка получает от каждого родителя только половину наследственных свойств, то смешение зародышевых плазм является источником чрезвычайно большого количества комбинаций наследственных зачатков, получаемых детьми от родителей, комбинаций, которые становятся основной причиной изменчивости форм. Сохраняя из этих форм наиболее приспособленные, а из комбинаций наследственных зачатков наиболее полезные, естественный отбор становится главным фактором, направляющим эволюцию. Восприняв дарвинизм, он не ограничился лишь его пропагандой, а развил его и, главное, придал учению Дарвина новое содержание и смысл. В статье «О наследственности», которая появилась в 1883 г., А. Вейсман сделал правильный вывод, что ламаркистские благоприобретенные полезные признаки, способствующие выживанию организмов, не наследуются. Возражая сторонникам классического дарвинизма, он, приверженец естественного отбора, рассуждал: если организм может наследовать приобретенные признаки и таким образом приспособляться к условиям среды, то естественный отбор не может рассматриваться как творческая сила. Подкрепленный хромосомной теорией наследственности, разработанной Т. Морганом, дарвинизм Вейсмана в конце 40-х гг. XX в. назовут *неодарвинизмом*.

Вéктор (лат. vector – несущий) – плазмиды, фаги, фагоплазмиды или вирусы, с помощью которых осуществляется перенос синтезированных или выделенных из про- и эукариот генов в донорскую клетку.

Величина С – количество ДНК в гаплоидном наборе хромосом или в гаплоидном геноме.

Венд – один из периодов протерозойской эры. Этот период характеризуется широким распространением бесскелетных мягкотелых многоклеточных организмов, таких, как медузы, морские перья, черви. Вендский период (*Венд*) назван по имени древнейшего славянского племени вендов (или *венедов*), обитавших к югу от Балтийского моря. Земля в Вендском периоде была не такой, как сейчас. Сутки были короче, дней в

году – 420. Материки располагались иначе, на суше было меньше рек, вместо почвы – голые скалы; атмосфера содержала меньше кислорода и больше углекислого газа. В биосфере Венда главенствовали микроорганизмы: дно обширных мелководных морей и низменные участки суши покрывали ковры бактериальных матов и леса лентовидных водорослей. Благодаря жизнедеятельности микробиальных и водорослевых сообществ к концу Вендского периода первичная атмосфера Земли обогатилась свободным кислородом. Это явилось предпосылкой для возникновения и развития многоклеточных животных. К настоящему времени в мире описаны десятки родов вендских многоклеточных животных, которых, так же как и современных животных, делят на две большие группы: радиально-симметричные и двусторонне-симметричные.

Вénчик – часть цветка, образованная лепестками. Служит для защиты тычинок и пестиков, привлечения опылителей.

Верифика́ция (лат. *verus* – истинный, *facio* – делаю) – проверка, эмпирическое подтверждение теоретических данных науки путем сопоставления их с наблюдениями и экспериментами.

Верна́дский Владимир Иванович (1863–1945) – академик Российской академии наук и академик АН СССР. Основоположник геохимии как науки о геологии и круговороте химических элементов на Земле. Впервые показал значение геологических процессов в общей эволюции Земли. Ввел в науку понятие о биосфере, рассматривая все обитающие в ней живые существа как единый организм, обосновал учение о ноосфере.

Вероятность – числовая характеристика возможности появления какого-либо случайного события при тех или иных условиях; понятие, характеризующее количественную меру возможности появления какого-либо события при определенных условиях; отношение (*дробь*) числа благоприятствующих случаев к общему числу всех равновозможных.

Вещество Н – углеводородная группа на поверхности эритроцитов. В неизмененном виде соответствует группе крови 0 (*нуль*). При модификации путем добавления моносахаридов – группам крови А, В и АВ.

Взаимодействие генов – появление новых фенотипов вследствие взаимодействия аллелей или различных генов.

Вид – совокупность особей, происходящих от одного предка скрещивающейся популяции, обладающей общим генофондом, сходством морфологических и биохимических признаков

и экологическим единством. Вид – генетически замкнутая, а потому дискретная система популяций, в норме не обменивающаяся генами с другими такими же системами.

Видообразование – появление новых видов. Различают: 1) мгновенное (*внезапное*) видообразование, связанное с хромосомными перестройками, полиплоидией или гибридизацией; 2) постепенное – филетическое (*греч.* *phyle* – племя) и аллопатрическое (*греч.* *allos* – другой, *patris* – родина).

Филетическое видообразование происходит постепенно с превращением одного вида в другой без обособления дочерних видов (т.е. без дивергенции) и без общего увеличения их числа.

В основе аллопатрического, наиболее хорошо изученного видообразования, лежит постепенно происходящая генетическая дивергенция (*отклонение*) популяции предкового вида организма, который дает начало одному или нескольким видам, необязательно утрачивая при этом свою самостоятельность. Механизм этого видообразования связан с пространственной и географической изоляцией разных популяций исходного вида, подвергающихся действию разных направлений естественного отбора. Если формирующиеся популяции с генетической дивергенцией не скрещиваются с другими популяциями родительского вида, то дают начало новым самостоятельным видам, эволюционирующим независимо друг от друга. Когда их ареалы сливаются, они могут гибридизировать или же взаимно вытеснять друг друга, превращаясь в один вид или в две географически изолированные популяционные системы. Таким образом, в аллопатрическом видообразовании различают четыре стадии: 1) разделение исходного генофонда популяции на две или более изолированные группы (*изоляция*); 2) независимая эволюция двух генофондов (*дифференциация*); 3) вторичное слияние (*гибридизация*); 4) конкуренция между новыми популяционными системами.

Виноградский Сергей Николаевич (1856–1953) – величайший русский микробиолог, основоположник сельскохозяйственной и экологической микробиологии. Член-корреспондент Российской академии наук (1899). Впервые выделил из почвы и описал нитрифицирующую группу бактерий, участвующую в превращении азотистых веществ почвы в нитраты и усваивающую азот воздуха.

Вирилизация, *син.* андрогенизация, маскулинизация – омужествление, появление мужских черт в организме женщины. Происходит под воздействием мужских половых гормо-

нов – андрогенов. Вирилизация может касаться как всего организма женщины в целом, так и отдельных частей ее тела.

Вирилизм (лат. *virilis* – мужской) – появление у женщин мужских вторичных половых признаков, обусловленных эндокринными нарушениями (*тип телосложения, тембр голоса, появление волосяного покрова на верхней губе и подбородке*).

Вирион – молекула (*нуклеопротеид*) сферической, кристаллоидной или нитевидной формы, которую нередко называют *вирусной частицей* или *элементарным тельцем*. Размеры вирионов колеблются от 15–30 до 200–500 нм. Структурная организация вирионов очень проста. Они не имеют клеточной структуры – цитоплазмы и ядра, митохондрий и рибосом, других органелл, у многих вирионов отсутствуют даже ферменты. Различают простые и сложные вирионы. Простые вирионы состоят из нуклеиновой кислоты, окруженной снаружи белковой оболочкой, которую называют *капсидом* (*ящиком, футляром*), сложные – имеют дополнительную внешнюю оболочку (*суперкапсид, пеплос*). Все вирионы, независимо от их структуры, содержат только один тип нуклеиновых кислот. По этому признаку различают ДНК-содержащие и РНК-содержащие вирионы.

Виртуальная реальность – мнимая, но возможная реальность, которая может проявиться в определенных условиях; искусственная среда, созданная компьютерными средствами.

Вирус – группа микроорганизмов, которая, в отличие от про- и эукариот, не способна к росту или воспроизводству вне живых клеток.

Вірхов Рудольф (1821–1902) – выдающийся немецкий ученый-патолог, получивший всеобщее признание и оказавший огромное влияние на развитие медицинской науки. Опубликовал около 1 тыс. научных работ. Опираясь на данные своих исследований, сформулировал теорию целлюлярной патологии, которую изложил в работах «Целлюлярная патология» (1855) и «Целлюлярная патология как учение, основанное на физиологической и патологической гистологии» (1858). Считал, что материальным субстратом болезни является клетка. Придавал огромное значение гуманизму врача. Считал недопустимыми необоснованные и опасные терапевтические опыты на человеке, расценивая их как преступление против логики и морали. В первый период своей политической деятельности был настойчивым и активным поборником социальных реформ, направленных на улучшение материальных условий жизни населения Германии.

Витамины (лат. *vita* – жизнь) – органические вещества различной химической природы, обладающие высокой биологической активностью и участвующие в обмене веществ в составе ферментов. Они не являются для организма источниками энергии и не используются в качестве пластического материала, но крайне необходимы, так как в целом ряде ферментов являются простетическими группами и коферментами (табл. 1).

Таблица 1. Источники получения витаминов и признаки (симптомы) часто встречающихся видов витаминной недостаточности

Витамин	Основной источник	Признаки недостаточности
1	2	3
Водорастворимые витамины		
Аскорбиновая кислота (витамин С)	Овощи, фрукты, ягоды (перец сладкий, капуста, шиповник, черная смородина, апельсины, лимоны), печень	Синюшность губ, носа, ушей, разрыхленность и кровоточивость десен при чистке зубов. Бледность и сухость кожи. Выпадение волос, медленное заживление ран, повышенная утомляемость
Тиамин (витамин В ₁)	Зерновые и бобовые культуры, печень, почки, сердце, нежирная свинина	Постепенная потеря аппетита. Запоры, мышечная слабость. Болезненность икроножных мышц. Учащенное сердцебиение. Быстрая психическая и физическая утомляемость
Витамин В ₂ (рибофлавин)	Зерновые и бобовые культуры, печень, почки, сердце, мясо, молоко и молочные продукты, яйца	Сухость и синюшность губ. Вертикальные трещины на губах. Трещины и корочки в углах рта. Сухой ярко-красный язык. Нарушение зрения
Витамин В ₆ (пиридоксин)	Зерновые и бобовые культуры, печень, телятина, свинина, сыр, рыба, яйца, молоко, красный перец, хлеб, картофель	У детей – задержка роста. Трещины на губах. Малокровие. Повышенная возбудимость. Потеря аппетита. Раздражительность. Бессонница. Депрессия
Витамин В ₅ , витамин РР, никотиновая кислота, никотинамид	Печень, говядина, почки, сердце, дрожжи, хлеб	Сухость и бледность губ. Язык обложенный, отечный, ярко-красный, болезненный, с трещинами. Шелушение кожи. Раздражительность, бессонница, заторможенность. Нервно-мышечные боли

Окончание табл. 1

1	2	3
Витамин В ₁₂	Печень, почки, мясо, рыба, яичный желток	Бледность видимых слизистых оболочек. Сухой ярко-красный язык. Отсутствие аппетита. Малокровие, субфебрильная температура
Фолиевая кислота (витамин В ₉ , витамин В _с)	Петрушка, салат, капуста, свекла, печень говяжья, яйцо цельное	Бледность видимых слизистых оболочек, особенно конъюнктивы. Сухой ярко-красный язык. Анемия. Запоры или поносы. Повышение температуры
Жирорастворимые витамины		
Витамин А (ретинол)	Животные жиры, мясо, рыба, яйца, молоко, молочные продукты	Сухость и бледность кожи. Шелушение. Ороговение волосяных фолликулов, образование угрей. Сухость и тусклость волос. Светобоязнь. Ночная слепота. Ломкость и исчерченность ногтей. Частые заболевания дыхательных путей
Витамин Е	Растительные масла, зерновые, листовые зеленые овощи, яичный желток, орехи, печень, бобовые	Мышечная слабость. Ранняя мышечная дистрофия. Наклонность к спонтанным абортam
Витамин D (кальциферолы)	Печень рыб, икра, мясо жирных рыб, печень млекопитающих и птиц, яйца (желток)	Если УФ-облучение кожи недостаточно или витамин D отсутствует в пищевых продуктах, развивается авитаминоз, как следствие, рахит у детей, размягчение костей у взрослых, потеря кальция (остеопороз)

Включения внутриклеточные – непостоянные (то появляющиеся, то исчезающие) структуры клеток, напоминающие цитоплазматические органоиды. Плотные включения в цитоплазме называют *гранулами*, жидкие – *вакуолями*. Они, как правило, являются запасными питательными веществами или продуктами обмена веществ (*зерна крахмала, гранулы гликогена, капельки жира, пигменты*). К включениям относятся также пузырьки с пигментом «старения» липофусцином, который, не перевариваясь в лизосомах, накапливается в цитоплазме клеток стареющих организмов.

Влагалище – основание листа, охватывающее стебель, например у злаков.

Внеклеточное пространство внутри клетки – это пространство (*зона, компартмент*), связанное с внешней внеклеточной средой и ограниченное многочисленными впячиваниями внешней мембраны клетки, внутриклеточными мембранами и везикулами, отходящими к внешней мембране, включая аппарат Гольджи, гранулярный эндоплазматический ретикулум с находящимися на нем рибосомами, лизосомы, эндосомы, фагосомы и фаголизосомы.

Внутренняя кора – живая часть коры старых деревьев; часть коры под самыми глубокими слоями перидермы.

Внутренняя среда – кровь, лимфа, межклеточная и спинномозговая жидкость, в которые секретируются гормоны, иммуноглобулины, цитокины и другие биологически активные вещества.

Внутриклеточное пространство – зона неструктурированного мембранами цитозоля, составляющая около половины объема клетки, где находятся свободные рибосомы и протеасомы и разрушаются аномальные, изношенные и чужеродные белки до пептидов (см. Протеасомы). Цитозоль сообщается с содержимым ядра через ядерные поры, сквозь которые транскрибированная в нем РНК транспортируется для синтеза белка на цитозольных рибосомах.

Водородная связь – связь водорода с электроотрицательными элементами, основанная на обоюдном электростатическом притяжении. В сравнении с ионной или ковалентной связью одиночные водородные связи – слабые. Их преимущественная «жизненность» заключается в том, что они легко возникают и легко разрываются. Это способствует быстрой перестройке живой системы. Множественные водородные связи в нуклеиновых кислотах, белках, целлюлозе и других сложных веществах стабилизируют полимеры. То же можно сказать об уникальных свойствах воды (*теплоемкость, теплопроводимость*), которые также обусловлены множественными водородными связями между ее молекулами.

Водородный показатель (pH) – количественная характеристика кислотности – щелочности растворов, основанная на оценке концентрации ионов водорода в них через pH – десятичный логарифм величины, обратной концентрации ионов водорода. Концепцию «водородный показатель» и сам символ ввел в 1909 г. датский биохимик Серенсен потому, что очень

небольшие концентрации ионов H^+ , например 0,000025 моль/л, подобным образом выражать неудобно. Вследствие этого Серенсен предложил концентрацию ионов H^+ записывать в форме отрицательной степени 10, т.е. для концентрации $[H^+]$ он использовал показатель p в выражении 10^{-p} , где буква « p » должна обозначать «степень» на немецком, английском и французском языках (*Potenz, Power, Puissance*). Следовательно, вместо $[H^+] = 0,000025$ можно написать $pH = (lg\ 0,000025) = 4,6$. Вычислено, что ионное произведение воды при $t = 22\ ^\circ C$ является величиной постоянной и равно 10^{-14} г-ион/л. Поскольку при диссоциации молекул воды образуется одинаковое число водородных и гидроксильных ионов, то в чистой воде $[H^+] = [OH^-] = 10^{-7}$ г-ион/л. Следовательно, для воды величина $pH = \log (1/10^7) = 7$. Эта логарифмическая шкала pH охватывает значения от 1 до 14, так что изменение на одну единицу pH соответствует десятикратному изменению концентрации ионов водорода. Кровь человека в норме имеет слабощелочную реакцию: артериальная – $pH = 7,40$, венозная – $7,35$. Небольшие изменения pH крови приводят к тяжелым последствиям.

Водоросли – традиционный термин для обозначения фотосинтезирующих синезеленых бактерий (*цианобактерий*) и нескольких групп фотосинтезирующих эукариот, не имеющих многоклеточных органов размножения.

Возбудимость – способность нервных и мышечных клеток отвечать на воздействие раздражителей реакцией возбуждения. Для организмов, не имеющих нервной системы и для невозбудимых клеток, употребляется термин «*раздражимость*». Это способность живого отвечать на раздражение какой-либо реакцией.

Возбуждение – реакция возбудимой ткани или клетки на раздражение, характеризующаяся совокупностью физико-химических и функциональных изменений. Во время возбуждения живая система переходит из состояния относительного физиологического покоя к свойственной ей деятельности. При этом изменяется проницаемость мембран, что ведет к перераспределению ионов и разности электрических потенциалов по обе ее стороны, т.е. к возникновению потенциала действия.

Вольфа – Хиршхорна синдром – выраженная задержка умственного развития, пороки сердца, дефекты развития лица, связанные с делецией короткого плеча 4-й хромосомы.

Воспаление – сложная защитно-приспособительная сосудисто-тканевая реакция на воздействие физических, химических

и биологических патогенов. Основные признаки воспаления: лихорадка с недомоганием, изменениями в общей формуле крови или локальное повышение температуры с покраснением очага, припухлостью (*отеком*), болью и нарушениями функции.

Восприятие – сложный процесс приема и преобразования информации, в результате которого организм создает определенный образ окружающего мира. Форма чувственного отражения предмета, включающая восприятие объекта, целого или отдельных его признаков, выделение в объекте информативного содержания.

Воспроизведение – свойство организмов воспроизводить потомство. При этом генетическая информация, заложенная в определенном виде организмов, передается из поколения в поколение.

Восстановление – восстановление металла из его оксида; присоединение электрона атомом. Восстановление происходит одновременно с окислением: один атом теряет электрон, а другой – его присоединяет.

Время полужизни – время, за которое происходит распад половины конкретного химического вещества-соединения.

Врожденные болезни – болезни новорожденных. Врожденные болезни обусловлены наследственными или ненаследственными средовыми факторами.

Всасывание (резорбция) – поступление различных веществ в кровь и лимфу, которое происходит с кожных покровов и слизистых оболочек пищеварительного тракта, верхних дыхательных путей, матки, мочевого пузыря, альвеол легких, плевры и др.

Вторая сигнальная система – система отображения окружающего мира с помощью речи. Сигналами ее являются слова, услышанные или прочитанные. Сигнальное значение слова сформировалось в результате коллективного опыта людей. Слово, по И.П. Павлову, является «*сигналом сигналов*», так как отображает не конкретные, а общие и наиболее существенные свойства предметов и явлений, поэтому вторая сигнальная система обеспечивает возможность обобщенного и отвлеченного (*абстрактного*) отражения действительности; является основой человеческого мышления. Общей для животных и человека является первая сигнальная система – анализ и синтез конкретных сигналов действительности, воспринимаемых с помощью органов чувств. Это система отображения мира в виде ощущений, образов, впечатлений.

Выводковые птицы – птицы, у которых из яиц появляются зрячие, покрытые густым пухом и способные к самостоятельному передвижению птенцы. К ним относятся утки, гуси, рябчики, тетерева, куропатки, куры.

Выделение (экскреция) – освобождение организма от конечных продуктов обмена (*метаболизма*), чужеродных веществ, избытка воды, солей и органических соединений, поступивших с пищей или образовавшихся в организме. У животных и человека их выделение осуществляется преимущественно через почки, а также толстый кишечник, кожу, легкие.

Выживаемость – средняя для популяции вероятность сохранения особей каждого поколения за определенный промежуток времени. Ее выражают в виде кривой выживаемости, или кривой ожидаемой продолжительности жизни. Чтобы получить кривую выживания, надо вначале определить, сколько родившихся особей определенной популяции доживает в нескольких следующих друг за другом временных интервалах (пока в живых не останется ни одной особи), а затем отложить по оси ординат долю выживающих особей в процентах, а по оси абсцисс – их возраст. Выделяют четыре типа кривых выживания.

Тип I – выпуклая кривая, характерен для видов, у которых смертность среди молодых особей низкая и все особи достигают максимального для данного вида возраста.

Тип II – прямая кривая относится к видам с постоянным числом смертей в единицу времени.

Тип III – слабо вогнутая кривая – соответствует постоянной вероятности смерти независимо от возраста.

Тип IV – сильно вогнутая кривая – относится к видам, у которых большинство особей гибнет в очень раннем возрасте, но после того, как особь благополучно дожила до определенного возраста, ее шансы умереть естественной смертью достаточно велики. Часто выживаемость измеряют отношением числа взрослых особей, участвующих в размножении, к числу родившихся в каждом поколении. Обычно выживаемость обратно пропорциональна плодовитости.

«Вырожденность» генетического кода (избыточность, множественность кодонов) – явление, при котором несколько триплетов кодируют включение в полипептидную цепь одной и той же аминокислоты, что говорит не о вырожденности, а об устойчивости генетического кода.

Г

Га́битус (лат. *habitus* – состояние, характер) – внешний вид организма.

Габсбургская губа – доминантный признак у человека – узкая нижняя челюсть и толстая выпяченная (*отвислая*) нижняя губа, прослеженный в австрийской династии Габсбургов на протяжении более 400 лет.

Галактоземия (греч. *gala(galaktos)* – молоко, галактоза – моносахарид) – наследственное заболевание, возникающее вследствие недостаточности фермента галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы, превращающей D-галактозу в D-глюкозу, что ведет к накоплению в тканях (*хрусталике глаза*) и крови галактозы и ее производных, а это, в свою очередь, – к катаракте, желтухе, рвоте и поносу, увеличению печени и селезенки, постепенному развитию умственной отсталости ребенка. Наследуется галактоземия рецессивно, частота носителей гена галактоземии – 1 : 268, частота больных галактоземией – 1 : 70 тыс. населения.

Галён Клавдий (129–201) – римский врач и естествоиспытатель, рассматривавший медицину как науку, начало которой положил Гиппократ. Написал более 400 трактатов по медицине и философии. Описал четверохолмие (*покрышку среднего мозга*), 7 пар черепно-мозговых нервов. Высказал идею о разделении нервов на двигательные, чувствительные и смешанные. Описал мышцы спины и три оболочки артерий. Предложил способы получения настоек, экстрактов, сиропов и других «галеновых препаратов» для лечения болезней.

Галилэй Галилео (1564–1642) – итальянский физик и астроном, механик и математик. Наибольшего расцвета деятельность Галилея как механика, физика и астронома получила в 1586–1610 гг. В этот период он сконструировал гидростатические весы и микроскоп, пропорциональный циркуль и телескоп, с помощью которого установил, что Луна обращена к Земле всегда одной и той же стороной, Юпитер имеет четыре спутника, на Солнце есть пятна, на Сатурне – выступы. Открыл законы падения и установил, что колебания маятника не зависят от его амплитуды. В 1630 г. закончил рукопись «Диалог о приливах и отливах», где доказывал истинность гелиоцентрической системы Коперника, учение которого в 1616 г. было объявлено католической церковью ересью. Через несколько месяцев после публикации «Диалога» он был вызван

в Рим и на допросах инквизиции отрекся от него, принеся на коленях публичное покаяние в костеле Св. Марии. Последняя работа Галилея, подводящая итог его научной деятельности, была опубликована в 1638 г. в Голландии. Решение об осуждении Галилея в 1971 г. было отменено Папой Римским.

Гамалёя Николай Федорович (1859–1949) – почетный академик АН СССР (1940), патриарх советской школы микробиологов. Автор многочисленных работ по всем разделам микробиологии, вирусологии и иммунологии. Открыл вибрион Мечникова, описал явления бактериолизиса и гетероморфизма, чем предвосхитил современное учение о фагах и L-формах бактерий. Ввел в практику борьбы с инфекционными болезнями многие вакцины, в частности декретированное оспопрививание всего населения СССР. Издал первый учебник по микробиологии.

Гамёта (*греч.* gamete – жена) – гаплоидная репродуктивная клетка. Сливаясь попарно, гаметы образуют диплоидную зиготу.

Гаметангий (*греч.* gamein – женить, *лат.* tangere – прикасаться) – клетка или орган, где формируются гаметы.

Гаметофит (*греч.* gamete – жена) – гаплоидная (*n*) гаметообразующая фаза у растительных организмов, имеющих чередование поколений.

Гамоны (*греч.* gamos – брак) – вещества, выделяемые половыми клетками; способствуют встрече сперматозоида с яйцеклеткой и их слиянию. При этом вещества, выделяемые женскими гаметами, называются *гиногамонами*, а мужскими – *андрогамонами*.

Гаплбид (*греч.* haploos – одиночный, простой, eidos – вид) – клетка (*организм*) с одинарным (*гаплоидным*) набором неспаренных хромосом.

Гаплоидный набор хромосом – набор хромосом, характерный для половых клеток (*n*), содержащий по одной копии каждой аутосомы и одну половую хромосому.

Гаплотип – комбинация аллелей, тесно связанных в определенном сегменте хромосомы и передающихся дочерним клеткам как генетическая единица. Подобным механизмом передаются гены главного комплекса гистосовместимости и многие другие гены иммунной системы.

Гарвэй Уильям (1578–1657) – английский врач, один из основоположников научной физиологии и эмбриологии. Основным в научной деятельности Гарвея является открытие им законов кровообращения. Измерив у овцы величину систолического давления сердца, частоту его сокращения в минуту

и общее количество крови, которое составило 4 фунта, он считал, что вся она должна пройти через сердце за 1,5–2 мин, а за 30 мин – такое ее количество, которое может соизмеряться с массой всего тела животного. Доказав, что столь быстрое воспроизводство крови в организме невозможно в течение суток, как представлялось с галеновских времен, Гарвей убедился, что она циркулирует в замкнутом круге кровообращения. В исторической работе «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных», вышедшей в 1628 г., который считается годом рождения физиологии как науки, ученый впервые указал, что сердце имеет клапаны и, как насос, нагнетает кровь в замкнутую систему кровообращения, в которой имеется два круга. При этом малый круг кровообращения имеет через легкие прямой контакт с внешней средой, а большой – с органами и тканями организма. Гарвея считают также основателем современной эмбриологии. Обобщив свои многолетние результаты по эмбриональному развитию беспозвоночных животных, млекопитающих и птиц в книге «Исследование о зарождении животных» (1651), он сделал поистине гениальный вывод, что «яйцо есть общее первоначало всех их». Одновременно ввел понятие эпигенеза, согласно которому в процессе зародышего развития происходит постепенное и последовательное образование органов и частей зародыша из вещества оплодотворенного яйца.

Гастроцель (*греч.* gaster – желудок, koilia – полость), *син.* первичная кишка – полость гастрюлы, формирующаяся у зародышей многоклеточных животных в тех случаях, когда гастрюляция осуществляется путем инвагинации (*впячивание*).

Га́струла (*греч.* gaster – желудок) – зародыш многоклеточного животного в период гастрюляции. Гастрюлу впервые описал А.О. Ковалевский в 1865 г. и назвал ее «*кишечной личинкой*». Обычно различают стадии ранней, средней и поздней гастрюлы. На стадии поздней гастрюлы зародыш образован двумя слоями клеток – наружным (*первичной эктодермой*) и внутренним (*первичной эндотермой*). У всех животных, кроме двухслойных, образуется третий слой – мезодерма.

Га́ффки Георг (1850–1918) – немецкий микробиолог и эпидемиолог. Ученик и сотрудник Р. Коха. Выделил в чистой культуре брюшно-тифозную палочку (1884) и подробно описал ее биологические свойства. В 1883 г. участвовал в экспедициях по изучению холеры и борьбе с этим заболеванием в Индии и Египте, а в 1897 г. руководил экспедицией по борьбе с чумой в Индии.

Гёккель Эрнст (1834–1919) – крупнейший немецкий естествоиспытатель, один из видных представителей дарвинизма. Развил и конкретизировал эволюционное учение Дарвина. В своей знаменитой книге «Общая морфология организмов» (1866) дал классическое определение экологии. В области понимания общественной жизни, как и все буржуазные материалисты того времени, Э. Геккель оставался идеалистом, перенося дарвиновские законы борьбы за существование на общество, выступал как социал-дарвинист и пропагандист идей расизма.

Гексли Томас Генри (1825–1895) – английский естествоиспытатель, написавший целый ряд крупных работ по биологии, сравнительной анатомии, палеонтологии и антропологии. Своими трудами внес большой вклад в дело защиты и обоснования дарвинизма. С гордостью называл себя «бульдогом дарвинизма». На одном из диспутов высказался, что у человека и обезьян-антропоидов имеется кровное родство, и тут же предположил, что в далеком прошлом у них был общий предок. Более подробное обоснование их родства изложил в книге «Место человека в природе», вышедшей в 1863 г., где он доказывал, что шимпанзе и гориллы по строению тела стоят гораздо ближе к человеку, чем к низшим обезьянам, и одновременно высказал догадку, что местом зарождения рода человеческого являлась Африка. В области философии Т. Гексли занимал промежуточную позицию между материализмом и индивидуализмом. Выступая против господствовавших идеалистических направлений, доказывал, что мы никогда не сможем вскрыть истинную причину наших ощущений, метко охарактеризовав свою позицию агностицизмом (*непознаваемостью*).

Гелика́за – фермент, участвующий в репликации ДНК, раскручивая ее двойную спираль в области репликационной вилки.

Гелика́зы, *син.* ДНК-геликазы – это один или несколько белков, которые во время копирования ДНК расплетают (*разделяют*) ее цепи, используя энергию, высвобождающуюся при гидролизе АТФ до АДФ.

Гель (*лат.* *gelo* – застывать) – студнеобразная коллоидная система, состоящая из жидкой дисперсионной среды, в которой ее частицы образуют «пространственную сетку». Гели обладают способностью сохранять прочность и пластичность. По своей структуре плотные ткани организма (*исключая кости и хрящи*) представляют собой своеобразные гели.

Гельмгольц Герман Людвиг Фердинанд (1821–1894) – немецкий физиолог, основатель физиологии зрения и слуха,

физик, математик, психолог. Профессор физиологии и физики. Научное творчество Гельмгольца многосторонне. Как физиолог он впервые определил скорость распространения возбуждения в нервах лягушки и человека. Заложил основы учения об энергетике мышечной работы. Создал модель уха и изучил характер взаимодействия звуковых волн с органом слуха. Разработал теорию слуховой функции кортиева органа человека, теорию аккомодации глаза, учение о цветовом зрении, объяснил механизм астигматизма. Сконструировал офтальмоскоп для определения состояния глазного дна.

Гемизигота (*греч.* hemi – полу, половина, *zygote* – соединенная в пару) – организм, представленный только одним аллелем. Гемизиготность у диплоидного организма может возникнуть вследствие мутаций, а в норме характерна для генов, находящихся в половых хромосомах у особей гетерогаметного пола. У людей гемизиготными по генам в X-хромосоме являются мужчины, поэтому гемофилия, дальтонизм, мышечная дистрофия и некоторые другие рецессивные наследственные заболевания, обусловленные такими сцепленными с полом генами, встречаются у них чаще, чем у женщин.

Гемофилия – это болезнь несвертываемости крови. В свертывающую систему крови входят 12 факторов (*белки фибриноген, фибрин, протромбин, тромбин* и др.). Мутации разных генов, контролирующих синтез разных факторов, могут приводить к одинаковому результату – фенотипическому проявлению гемофилии. Иными словами, это заболевание обусловлено аллелями различных генов. Такое явление в генетике называется *генокопией*. Существует несколько видов гемофилии, из них наиболее часто встречается два. Гемофилия А вызвана мутацией гена, контролирующего синтез фактора VIII (*антигемофильного глобулина*). Причина гемофилии В – дефицит фактора IX свертывающей системы крови.

Ген (*греч.* genos – род, происхождение). 1. В догеномной молекулярной биологии, предшествующей прочтению генома человека, ген называли *самовоспроизводящейся единицей наследственности, обладающей элементарной биохимической функцией*. Представляли его частью молекулы ДНК, которая состоит из сотен и даже тысяч пар нуклеотидов, детерминирующей образование белка, фермента, антитела, гормона, витамина, всякого признака и свойства клетки (*организма*), в том числе способность к изменчивости, мутации, рекомбинации.

2. Согласно современной постгеномной концепции, геном называют *не только участком молекулы ДНК, но и отрезком рибонуклеиновой кислоты у РНК-вирусов*, составляющих 19 семейств среди 26, т.е. у большинства известных в настоящее время вирионов.

3. Оказалось также, что у эукариот ген – *прерывистая структура, состоящая из отдельных фрагментов, разделенных некодирующими последовательностями*. При этом каждый из кодирующих участков гена соответствует отдельному функциональному участку (*домену*) кодируемого белка. Информация такого гена о структуре синтезируемого полипептида существует не в виде непрерывной нуклеотидной последовательности ДНК, как считалось вначале, а в форме кодирующих фрагментов (*экзонов*), которые прерываются (*разделяются*) неинформативными нуклеотидными последовательностями (*интронами*), не принимающими прямого участия в кодировании полипептидов. Интроны вырезаются в процессе созревания иРНК (*сплайсинг*) и не участвуют в процессе трансляции. Процесс удаления интронов и объединения экзонов в иРНК часто происходит так, что одна группа экзонов образует одну иРНК, а другая группа того же транскрипта гена – другую иРНК (*альтернативный сплайсинг*), что в конечном счете приводит к появлению различных белков.

4. В связи с открытием мозаичного строения гена и альтернативного сплайсинга под термином «*ген*» в настоящее время понимают *последовательность нуклеотидов ДНК*, которая обуславливает определенную функцию в организме или обеспечивает транскрипцию другого гена. Функцию гена определяет его первичный продукт.

Первичными продуктами гена могут быть не только ферменты (около 32 % генов человека), но и рецепторы, трансмембранные переносчики, мембранные каналы, молекулы клеточных сигналов, транскрипционные факторы, внутри- и внеклеточный матрикс, модуляторы функций белков, экстраклеточные переносчики, антигены главного комплекса гистосовместимости. В структуру гена включаются не только транскрибируемые области (*экзоны и интроны*), но и расположенные по обе его стороны фланкирующие последовательности. В начале гена расположена так называемая промоторная область, которая контролирует правильность взаимодействия фермента РНК-полимеразы с ДНК. Промотор обычно включает около 75 пар азотистых оснований. Многие гены имеют на

3'-конце специальную поли-А-последовательность (AAAAAA), которая обеспечивает образование разных иРНК из одного первичного РНК-транскрипта.

В зависимости от локализации генов в структурах клетки различают ядерные, цитоплазматические, митохондриальные гены. Ядерные гены могут локализоваться в аутосомах и половых хромосомах. Аусосомные гены локализованы во всех хромосомах за исключением половых хромосом. Гены, локализованные в половых хромосомах, определяют признаки, сцепленные с полом.

По признакам и свойствам, которые они детерминируют, различают структурные и функциональные гены. Первые детерминируют образование ферментов (*полипептидов*), вторые регулируют функционирование структурных генов.

По своему функциональному назначению гены подразделяются на белок-кодирующие и РНК-кодирующие. Кодированные белки гены, в свою очередь, разделяют на гены «домашнего хозяйства», продукты которых необходимы для обеспечения жизнедеятельности любого типа клеток; гены терминальной (*окончательной*) дифференцировки, кодирующие белки зрелых, специализированных клеток (*гемоглобин, кератин, белки мышц* и др.); гены транскрипционных факторов, контролирующие особые специфические белки (*транскрипционные факторы*), способные соединяться с регуляторными областями структурных генов, вызывая либо активацию, либо подавление транскрипции. Транскрипционные факторы могут контролировать многие процессы, в том числе такие эмбриональные процессы, как сегментация зародыша, индукция, миграция и дифференциация клеток, апоптоз и др. РНК-кодирующие гены детерминируют образование тРНК и рРНК, а также мРНК (*малые ядерные РНК*), контролирующие процессы сплайсинга, и регуляторные РНК, влияющие на функции других генов.

В понятия *ген-мутатор* и *ген-супрессор* вкладывают смысл индукции и исправления мутаций, а под *рес-генами* понимают систему генов, обуславливающих рекомбинационные процессы. В связи с тем что гены обладают плеiotропностью и, следовательно, модифицируют экспрессию других, введено понятие о *генах-модификаторах*.

По воздействию на физиологические процессы в клетке различают гены условно летальные, летальные (*смертельные*) и суперлетальные.

Ген регуляторный – ген, контролирующий экспрессию генов.

Ген, сцепленный с X-хромосомой, – ген, локализованный в X-хромосоме.

Ген, сцепленный с Y-хромосомой, – ген, локализованный в Y-хромосоме.

Ген-усилитель (энхэнсер) – короткий функциональный сегмент ДНК в опероне, который влияет на уровень экспрессии примыкающих к нему генов, увеличивая частоту инициации и транскрипции.

Генéз (*греч.* genesis – происхождение, возникновение, развитие) – часть сложных слов, обозначающих происхождение (*антропогенез*), развитие (*онтогенез*), процесс образования женских половых клеток (*оогенез*) и др.

Генеральный процесс – изменение набора элементов на определенном уровне (*глубине*) иерархической системы.

Генетическая инженерия (генная инженерия) – это раздел молекулярной генетики, но, главное, ветвь биотехнологии по созданию рекомбинативных ДНК (*рекДНК*) из различных видов организмов и вирусов, способных размножаться в реципиентной клетке или организме и детерминировать образование биологически активных веществ, обеспечивающих потребности народного хозяйства, биологии и медицины. Генную инженерию иногда образно называют «*индустрией ДНК*». Конструирование комбинативных генетических структур, детерминирующих образование биологически активных веществ, других продуктов, необходимых народному хозяйству, основано на использовании двух методов – выделения (*вырезания*) генов и их синтезе. Выделяют гены из геномов про- и эукариот, вирионных геномов и плазмид. При этом используют особые ферменты – рестриктазы (*лат.* restrictio – разрыв), рассекающие молекулы ДНК на отдельные сегменты с липкими концами. Синтез генов осуществляют на матрицах клеточной мРНК и вирионной РНК с помощью фермента обратной транскриптазы.

На втором этапе генноинженерных работ выделенные и синтезированные гены с помощью рестриктаз вводят в кольцевые специализированные молекулы ДНК-векторы (*лат.* vector – несущий, везущий), сшивают (*лигируют*) их ДНК-лигазой в единую рекДНК, способную проникать в соответствующие клетки, а благодаря наличию в векторах специфических для них ДНК-репликаторов, промоторов и терминаторов – размножаться и избирательно накапливать генные продукты, что называют *клонированием молекул ДНК*.

Выбор вектора определяется также его безвредностью для реципиентной клетки, а системы вектор–хозяин в целом – взаимным сродством. В зависимости от того, в каких клетках реплицируются векторы, их делят на векторы прокариот, эукариот и челночные, содержащие репликаторы генетически неродственных организмов. В геной инженерии их получают от естественных репликонов: плазмид, бактериофагов, фагоплазмид и вирусов. Уже в ближайшие годы геной инженерия должна создать новые мощности в микробиологической промышленности по производству ферментов, незаменимых аминокислот, витаминов, гормонов, антибиотиков, вакцин и других веществ. Индустрия рекомбинантных ДНК открывает практическую возможность эффективного лечения наследственных болезней обмена веществ путем реконструкции дефектных генов. Под нее разрабатываются программы получения новых разновидностей высокопродуктивных мясных и молочных пород животных, высокоурожайных сортов растений, устойчивых к вредителям и способных усваивать атмосферный азот, что позволит сократить использование пестицидов и химических удобрений и тем самым оздоровить экологическую обстановку на Земле.

Генетический анализ – совокупность методов изучения наследственности. Методы генетического анализа разнообразны. Разработанный Менделем гибридологический метод связан с исследованием характера наследования отдельных признаков и свойств организма. Современное понятие генетического анализа включает картирование, клонирование и секвенирование (*установление последовательности нуклеотидов ДНК*) генов, выяснение их интрон-экзонной структуры и механизмов регуляции экспрессии в онтогенезе.

Генетический вектор – плазмиды, фаги, фагоплазмиды и вирусы, способные к автономной репликации в клетках, куда они проникают с клонируемыми генами.

Генетический груз – это часть наследственной изменчивости популяции, которая определяет появление менее приспособленных особей, подвергающихся избирательной гибели в процессе естественного отбора. Источниками генетического груза служат мутации и сегрегационные процессы. Различают мутационный, сегрегационный и субституционный (*замещающий, или переходный*) груз.

Мутационный груз обусловлен повторным возникновением в популяции мутантных аллелей. Поскольку естественный от-

бор направлен против этих аллелей, их частота невелика, а рецессивные аллели в гетерозиготном состоянии полностью подавляются нормальными аллелями или оказывают слабое повреждающее воздействие. Примерно 1 % «мутационного груза» приходится на генные мутации, 0,5 % – на хромосомные, около 3–3,5 % соответствует болезням с выраженным наследственным компонентом (*диабет, атеросклероз, ишемическая болезнь сердца, некоторые опухоли* и т.д.).

Сегрегационный груз возникает в результате «выщепления» гетерозиготными носителями менее приспособленных гомозиготных потомков. Субституционный груз возникает при изменении адаптивной ценности особей в новых условиях и сохраняется в популяции, пока один аллель не заместит другой.

Генетический груз в популяции человека опасно высок, а его эффекты весьма разнообразны. В мире насчитывается около 200 млн человек (*около 3 %*), являющихся гетерозиготными носителями генов гемоглобинопатии – одного из широко распространенных видов наследственной патологии. Приблизительно такая же часть населения является гетерозиготными носителями генов синдромов хромосомной нестабильности. Каждый 20-й человек – гетерозиготный носитель гена муковисцидоза, каждый 30-й имеет в гетерозиготном состоянии ген врожденного гипотиреоза или адреногенитального синдрома, а каждый 50-й человек – ген фенилкетонурии. По данным США, не менее 3 % детей страдает слабоумием генетического происхождения. По их же прогнозам, при сохранении существующих темпов нарастания генетического груза уже к 2010 г. каждый 3–4-й житель нашей планеты должен иметь онкологическое заболевание.

Генетический код триплетный – свойственная живым организмам единая «запись» информации в молекулах ДНК в виде строго определенной последовательности расположения нуклеотидов на нетранскрибируемой кодирующей (*смысловой*) цепи в направлении 5'–3'. На второй комплементарной транскрибируемой матричной цепи с такой же последовательностью нуклеотидов, с заменой тимина на урацил, и в том же направлении синтезируется мРНК (*иРНК*) (*у вирусов кодирующую цепь ДНК называют плюс-цепь, а матричную – минус-цепь*). Каждый нуклеотид в системе «записи» информации обозначают первой русской или латинской заглавной буквой входящего в его состав азотистого основания (*А – аденин, Т – тимин, Г – гуанин, Ц – цитозин*). Последовательность из трех нуклеотидов в молекуле ДНК или РНК, которая определяет

включение в полипептидную цепь одной конкретной аминокислоты, называют *триплетом* или *кодоном*. Реализация триплетного генетического кода происходит в два этапа.

На первом из них в ядре клетки «переписывается» (*транскрибируется*) последовательность нуклеотидов ДНК в нуклеотидную последовательность мРНК, что называют *транскрипцией*.

Второй этап – *трансляция* – происходит в цитоплазме на рибосомах, где последовательность нуклеотидов мРНК переводится в последовательность аминокислот в синтезирующихся молекулах белков. Всего четыре нуклеотида, входящих в состав молекулы ДНК или РНК, могут образовывать 64 триплета, кодирующих построение всех известных белков из 20 протеиногенных аминокислот, которые могут многократно повторяться в полипептидных цепях. Из них три триплета УАА, УАГ, УГА не кодируют аминокислот, а используются в качестве «стоп-сигналов», прекращающих синтез белка. Одним кодоном кодируется метионин (АУГ) и триптофан (УГГ), 18 других аминокислот кодируются остальными триплетами, при этом одну аминокислоту кодируют два, четыре и даже шесть триплетов (табл. 2), что называют *вырожденностью* или

Таблица 2. Триплеты нуклеотидов мРНК, кодирующие соответствующие им аминокислоты

Кодовые триплеты	Аминокислоты
АУГ (стартовый, инициаторный кодон)	Метионин
УГГ	Триптофан
ААГ, ААА	Лизин
ААУ, ААЦ	Аспарагин
ААУ, ААЦ	Аспарагиновая кислота
ЦАУ, ЦАЦ	Гистидин
ЦАГ, ЦАА	Глутамин
АУА, АУУ	Изолейцин
УАУ, УАЦ	Тирозин
УУУ, УУЦ	Фенилаланин
УГУ, УГЦ	Цистеин
ГЦГ, ГЦА, ГЦУ, ГЦЦ	Аланин
ГУГ, ГУА, ГУУ, ГУЦ	Валин
ГТГ, ГГА, ГГУ, ГГЦ	Глицин
ГАГ, ГАА, ГАУ, ГАЦ	Глутаминовая кислота
ЦЦГ, ЦЦА, ЦЦУ, ЦЦЦ	Пролин
АЦГ, АЦА, АЦУ, АЦЦ	Треонин
ЦГГ, ЦГА, ЦГУ, ЦГЦ, АГГ, АГА	Аргинин
ЦУГ, ЦУА, ЦУУ, ЦУЦ, УУГ, УУА	Лейцин
УЦГ, УЦА, УЦУ, УЦЦ, АГУ, АГЦ	Серин
терминирующие (стоп-кодоны): УГА, УАГ, УАА	

множественностью генетического кода. Множественность, избыточность триплетов в кодировании аминокислот, как полагают, минимизирует влияние точечных мутаций на синтезируемый белок. Таким образом, генетический код эукариот характеризуется семью основными свойствами: триплетностью – одна аминокислота кодируется триплетом-кодоном; непрерывностью, или компактностью – триплеты в ДНК следуют один за другим непрерывно, без «запятых» (у большинства генов эукариот информативные последовательности – экзоны – прерываются неинформативными участками – интронами); неперекрываемостью – каждый нуклеотид входит в состав только одного триплета, а не двух соседних сразу; специфичностью – каждый триплет кодирует строго определенную аминокислоту; вырожденностью, или множественностью – из 20 аминокислот 18 кодируются несколькими триплетами, что предохраняет от возможного синтеза неполноценного белка; однонаправленностью – генетический код считывается с фиксированной (стартовой) точки гена в направлении от 5' к 3'; универсальностью – за несколькими исключениями, он используется вирусами, прокариотами и эукариотами.

Необходимо отметить, что у бактерий ген и его продукт (белок) колинеарны, т.е. последовательность триплетов нуклеотидов в гене точно соответствует последовательности аминокислот в белке.

Существует множество нетриплетных кодов. В частности, в записи генетической информации на уровне ДНК открыты коды ее конформации, функциональной активности сайтов, формирования хроматина, быстрой адаптации генома; на уровне РНК и белка – нетриплетные коды их укладки и стабильности, сплайсинга РНК и адресации (места назначения) белка в клетке.

Открытие генетического кода принадлежит лауреатам Нобелевской премии Дж. Уотсону и Ф. Крику, предложившим сначала модель молекулярной структуры ДНК, а затем высказавшим предположение относительно принципов кодирования последовательности аминокислот белка в виде очередности пар нуклеотидов ДНК. (*В биологической науке в XX в. было сделано три величайших открытия: создана модель ДНК, расшифрован генетический код и открыты стволовые клетки.*) Но какова природа генетического кода? Как последовательно-сти ДНК, состоящие всего из четырех нуклеотидов, могут

определять белковые полимерные последовательности, состоящие из многократно чередующихся 20 аминокислот? Чтобы хорошо понимать генетический код, нужно знать, что такое кодирование и что такое код. Тем более что люди ежедневно занимаются кодированием устной речи в письменную.

Кодон (или триплет) – это последовательность из трех смежных нуклеотидов в молекуле ДНК или РНК, которая определяет включение в синтезирующуюся полипептидную цепь одной конкретной аминокислоты (*точнее, аминокислотного остатка*). Четыре нуклеотида (А, Т, Г, Ц), входящие в состав молекулы ДНК, или четыре нуклеотида (А, У, Г, Ц) молекулы РНК могут образовывать $4^3(64)$ триплета, или кодона. Интересно, что триплетный код был вычислен «кончиком пера», т.е. предсказан теоретическими рассуждениями следующего содержания.

Если бы каждый отдельный нуклеотид кодировал одну аминокислоту, то белок мог бы включать только четыре аминокислотных остатка. Если каждая аминокислота кодировалась бы сочетанием из двух нуклеотидов, то в белковой молекуле обнаруживалось бы только 16 (4^2) аминокислотных остатков. Лишь сочетания из трех нуклеотидов могут обеспечить включение в белок 20 известных протеиногенных аминокислот.

(Поскольку генетическая информация хранится в ДНК, а затем переписывается на иРНК, то кодовый словарь (см. табл. 2) обычно представляют не в виде триплетов ДНК, а в виде кодонов иРНК.)

Генетические (хромосомные) карты – это схемы порядка расположения генов и других генетических элементов на хромосоме с указанием расстояния между ними, которые определяются по частоте рекомбинации между гомологичными хромосомами и выражаются в сантиморганах (сМ). Одна сМ соответствует частоте рекомбинации, равной 1 %. Длина всего генома человека равна 3000–3500 сМ.

Генетический мониторинг – слежение за генетическими процессами в популяциях человека.

Генетический полиморфизм – наличие двух или более аллельных форм отдельных генов.

Генетический риск – вероятность появления наследственной болезни.

Генная сеть – группа координированно экспрессирующихся генов, контролирующая выполнение определенной функции организма. В каждой генной сети выделяют несколько обяза-

тельных компонентов (*элементов*): 1) группу генов, составляющую ядро сети; 2) белки, кодируемые этими генами; 3) пути передачи сигналов; 4) отрицательные и положительные взаимодействия, обеспечивающие авторегуляцию; 5) низкомолекулярные соединения. В настоящее время существует база данных Gene Net, в которой имеется информация о 16 генных сетях.

Генная теория наследственности – совокупность фундаментальных обобщений, выраженная четырьмя постулатами: 1) способность организмов сохранять сходство в ряду поколений обусловлено передачей генов в ряду поколений; 2) ген (*гены*) контролируют развитие признака, определяя норму его реакции в данных конкретных условиях среды; 3) гены способны изменяться и существовать в измененных формах; 4) гены способны взаимодействовать друг с другом через генные продукты. Из этих постулатов следует, что наследуются гены, а не признаки.

Генная терапия (генотерапия) – введение в клетку (*организм*) генетического материала (*ДНК или РНК*), который восстанавливает нормальную структуру и функцию генов.

Генная частота – относительная частота встречаемости определенного аллеля в популяции.

Генные болезни – болезни, обусловленные мутациями в генах и хромосомах (*геномах*).

Генный нокаут – выключение (*выбывание*) гена. Выключение генов применяют для выяснения их функций. Данные по определению функции генов необходимы также при генетическом анализе наследственных болезней и рака. С этой целью ученые дезактивируют или «нокаутируют» интересующий ген и узнают, какой ущерб наносится организму. Выключить ген из работы можно с помощью генной кассеты, а также с помощью РНК-интерференции.

При первом способе выделяют ДНК с необходимым геном и клонируют (*размножают*) его. Затем разрывают ген путем введения генной кассеты в кодовую последовательность ДНК. (*Генная кассета – искусственно созданный участок ДНК, содержащий генетический маркер обычно в виде устойчивого к антибиотикам гена и удобных ограничительных участков на обоих концах.*) Присутствие вторгшегося куска ДНК (*генной кассеты*) мешает разорванному гену производить нормальный белковый продукт и тем самым прекращает его функционирование. Кроме этого, ген устойчивости к антибиотикам в кассете позволяет легко обнаружить его присутствие. Недействующую

щий экземпляр гена вводят в эмбриональные стволовые клетки зародыша. Описанная процедура введения трансгена позволяет получить животных с одним «дезактивированным» «разорванным» геном, или, скрещивая таких животных, – с двумя разорванными экземплярами гена. Животное, у которого полностью отсутствует генная функция, называют *нокаутным*, например нокаутная мышь. Метод замещения специфических генов хорошо отработан на таких организмах, как мыши и дрожжи. У мышей инактивированные гены вводят в эмбрион на ранних стадиях развития. Нокаутные мыши служат моделью для изучения генетических болезней человека. Для этого в мышинных генах, которые гомологичны генам человека, детерминирующим заболевание, конструируют с помощью сайт-направленного мутагенеза мутации и замещают такими генами нормальные гены мыши.

При втором способе с этой целью используют малые двухцепочечные РНК (*дцРНК*), вызывающие деградацию комплементарной информационной РНК, т.е. подавляющие экспрессию соответствующего гена, что назвали *РНК-интерференцией*. В норме дцРНК обуславливает противовирусный иммунитет.

Генный продукт – белок-фермент, другие биологически активные вещества, рибонуклеиновая кислота и пр.

Генокопирование (*греч.* *genos* – происхождение, *лат.* *sortia* – множество), *син.* полилокусность – одинаковые изменения фенотипа, обусловленные аллелями различных генов. Сущность этого явления может быть хорошо проиллюстрирована на наследственной глухоте, клиническая картина которой «копируется» 12 различными генами: 6 – аутосомными доминантными генами, 3 – рецессивными и 3 – генами, локализованными в X-хромосоме.

Гено́м (*греч.* *genos* – происхождение) – совокупность генов гаплоидного набора хромосом и внехромосомных генетических элементов (плазмид), содержащихся в половой клетке многоклеточного организма. Усредненный геном человека включает полную последовательность нуклеотидов ДНК организма, содержащихся в 25 хромосомах (22 *аутосомах*, X- и Y-хромосомах и «*митохондриальной хромосоме*»). Термин «*геном*» в современной генетике употребляют также в отношении совокупности генов у бактерий и вирусов.

Гено́мика – наука о геномах. Ее основные направления охватывают построение генетических и физических карт хро-

мосом человека; создание компьютерных технологий для обработки и анализа данных по картированию и секвенированию ДНК; секвенирование геномов модельных организмов; информирование общественности по всем проблемам, связанным с получением и использованием данных по генетике человека, изучение этических, правовых и социальных аспектов генетических исследований.

На сегодняшний день изучено около 500 геномов про- и эукариот, в частности 300 видов бактерий, пекарских и винных дрожжей, более 150 видов вирусов, расшифрованы геномы нематод, дрозофилы, малярийного комара, медоносной пчелы, а также более полусотни геномов митохондрий из разных объектов.

«Геном человека» – генетическая программа «Геном человека» оформилась как Международная (*Human Genome Organisation – HUGO*) в 1995 г. и теперь объединила 16 ведущих научных центров США и Европы, в которых работает более 1,5 тыс. научных сотрудников. Основная задача программы HUGO – выяснение и идентификация первичной нуклеотидной последовательности человеческого генома, состоящего из более чем 3 млрд пар нуклеотидов. Основная часть программы – секвенирование всего генома – завершена в 2001 г. В результате установлено, что в геноме человека насчитывается около 25 тыс. генов, многие из которых контролируют наследственные болезни. Расшифрована полная структура нуклеотидных последовательностей 2-й, 6-й, 7-й, 13-й, 14-й, 19-й, 21-й, 22-й хромосом, половой X-хромосомы и митохондриального генома человека. Помимо анализа нуклеотидных последовательностей в составе генов проводится их картирование. Каждый ген приписывается к определенной хромосоме в строго установленном локусе, указывается расстояние между ними, составляется карта хромосом человека. В настоящее время картированы около 10 тыс. генов. Исследование процессов, которые они контролируют, не закончено у большей части. Программа показала, что человек отличается от обезьян генами, которые отвечают за раннее развитие зародыша в эмбриогенезе, и тем, что передняя доля его мозга выходит из под контроля генов, контролирующих численность клеток в органе. Наверное, это может объяснить, почему мозг человека достигает больших, чем у животных, размеров. Кроме того, оказалось, что нейроны человека обладают высокой способностью к миграции и созданию новых структур мозга.

Генотип (*греч.* *genos* – происхождение, *typos* – форма, образец), *син.* идиотип, генетическая конституция – вся генетическая информация, локализованная в хромосомах, митохондриях и плаزمидях клетки (*организма*), или в узком смысле слова – совокупность аллелей, контролирующих анализируемый признак.

Генотип в медицине – это совокупность только тех генов организма, которые имеют фенотипическое проявление, т.е. могут быть обнаружены с помощью генетического анализа. Такое уточнение необходимо потому, что в геноме человека, наряду с кодирующими нуклеотидными последовательностями, немалая доля принадлежит некодирующим, никогда не экспрессирующимся (*нетранскрибирующимся*) последовательностям – псевдогенам или ложным генам.

Генофонд (*греч.* *genos* – происхождение, *фр.* *fond* – основание) – сумма генов (*геномов*) особей популяции, вида, естественных сообществ, всей совокупности живых организмов на Земле. При репликации (*копировании*) ДНК-геномов в процессе деления клеток возможны случайные ошибки – мутации. Данные мутации можно назвать *распадными*. До определенного порога их накопления особь сохраняет ту же конкурентоспособность, что и особи с меньшим числом распадных мутаций. Этот порог называют *чувствительностью конкурентного взаимодействия*. Геномы с подпороговым числом распадных мутаций называют *нормальными генотипами*. Нормальные генотипы обеспечивают нейтральный генетический полиморфизм, т.е. природное естественное генетическое разнообразие популяции. Установлено, что число различных нормальных генотипов намного превышает число особей многоклеточного вида на протяжении времени его существования. При этом ни одна пара особей популяции не может случайно оказаться генетически тождественной. Сверхпороговое накопление мутаций у особей может привести к распаду генома (*распадному генотипу*), потере ими конкурентоспособности и элиминации, что сохраняет генетическую устойчивость популяции. Такого рода генетическое разнообразие называют *распадным полиморфизмом*, который в естественных условиях намного ниже нейтрального. Сверхпороговое нарастание распадных мутаций в связи с интенсивным загрязнением окружающей среды мутагенами приводит к резкому спаду конкурентного взаимодействия особей в популяции и нарушению генетической устойчивости вида. Генофонд является одним из показателей генетического, соматического и психического здоровья человека.

Гены гомеотические – гены, ответственные за нормальное эмбриональное развитие.

Гены импринтные – доминантные аллели, один из них отцовский, другой – материнский.

Гены конститутивные, или гены «домашнего хозяйства» – постоянно экспрессированные гены клеток и тканей, в частности гены, контролирующие ферменты и белки, участвующие в гликолизе и синтезе ДНК.

Гены-модификаторы – гены, модифицирующие действие «патологических» генов и таким образом сообщаящие доминантность над ними аллелям нормального типа. Индивиды, в генотипе которых отсутствуют гены-модификаторы, мало жизнеспособны и оставляют меньше потомков.

Гены предрасположенности – мутантные гены, с которыми связаны наследственные болезни, проявляющиеся в неблагоприятных условиях жизни. В зависимости от природы провоцирующего фактора их относят к «генам внешней среды» либо к «генам-триггерам», запускающим наследственную болезнь при сочетании каких-то патогенов-провокаторов.

Гены структурные – гены, кодирующие жизненно важные для клетки белки-ферменты. В группу структурных генов входят также гены, кодирующие рРНК и тРНК.

Гены, сцепленные с полом, – гены, расположенные в половых хромосомах.

Гены «цинковых пальцев» – гены, кодирующие белки (транскрипционные факторы), образующие комплексы с ионом цинка, похожие по форме на пальцы. Эти транскрипционные «факторы-пальцы», легко соединяясь с большой бороздкой молекулы ДНК, ускоряют или замедляют транскрипцию ДНК.

Геогельминты (*греч.* helmins – червь, глист) – паразитические черви, развитие которых изначально проходит без смены хозяев. Вызываемые ими заболевания называют *геогельминтозами* (*аскаридоз, трихоцефалез* и др.).

Геотропизм – реакция стебля или корня растения на воздействие земного притяжения, заставляющая корень расти вниз, а стебель – вверх.

Геохронологическая шкала (*греч.* гео – Земля, chronos – время, logos – наука), *син.* геологическое летоисчисление – унифицированная во всем мире шкала времени, раскрашенная в разные цвета, в отрезках которой отмечены названия геологических эонов, эр, периодов развития (*в млн лет*) земной коры и органического мира Земли (табл. 3).

Таблица 3. Геохронологическая шкала

Эоны	Эра	Период	Время (начало, млн лет назад)	Эволюционные события
1	2	3	4	5
Фанерозой (эон видимой жизни)	Кайнозойская (продолжи- тельность 66 млн лет)	Четвертичный (антропогенный)	1,7	Развитие рода Homo
		Неогеновый		Возникновение современных семейств млекопитающих, формирование современной флоры
		Палеогеновый	25	Широкая эволюция млекопитающих
		Меловой	66	Вымирание последних динозавров, аммонитов. Первые цветковые растения
	Мезозойская (продолжи- тельность 169 млн лет)	Юрский	132	Широкое распространение морских рептилий, динозавров, птерозавров, крокодилов. Появление птиц
		Триасовый	185	Появление черепах, ящеров, млекопитающих
	Палеозойская (продолжи- тельность 340 млн лет)	Пермский	235	Вымирание многих морских беспозвоночных. Господство на суше примитивных рептилий. Появление предков динозавров
		Каменноугольный	280	Появление рептилий. Широкое распространение примитивных амфибий
		Девонский	345	Распространение на суше наземных растений и четвероногих животных

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5
Криптозой (эон скрытой жизни)	Протерозойская (продолжительность 2000 млн лет)	Силурийский	400	Появление наземных растений, выход членистоногих на сушу
		Ордовикский	435	Эволюция примитивных рыб. Широкое распространение различных морских беспозвоночных
		Кембрийский	490	Появление предков рыб. Появление скелетных беспозвоночных, их массовое развитие в морях
		Венд	570	Широкое распространение бесскелетных форм
	Архейская	Рифей	650–680	Предки червей, медуз, членистоногих и др.
Карелий		1650	Первые многоклеточные организмы. Первые находки бактерий и водорослей	
Катархей		2700	Первые биогенные отложения	
			4500	

Геохронологическая шкала была впервые утверждена на II–VIII сессиях Международного геологического конгресса в 1881–1900 гг. Периоды развития в этой шкале названы по регионам, графствам, городам, племенам, отложениям. Так, название кембрийского периода происходит от Уэльса, который назывался *Cambria*, находясь в составе Римской империи; девонского – от графства Девоншир в Англии; пермского – от города Пермь; юрского – от города Юра в Европе; вендский, или эдикарский, – в честь славянского племени вендов; ордовикский и силурийский – в честь племен кельтов – ордовиков и силуров; каменноугольный – из-за большого количества угольных пластов, а меловой – из-за широкого распространения в древние времена мела. Время существования Земли разделено на два главных зона (*интервала*) – фанерозой и докембрийский. Докембрийский интервал времени, или криптозой, – время скрытой жизни мягкотелых организмов, не оставивших следов в осадочных породах.

Герба́рий (*лат.* herba – трава, растение) – коллекция засушенных и спрессованных экземпляров растений.

Гермафродити́зм (*греч.* hermaphroditismus – двуполость, бисексуализм, интерсексуализм) – наличие у индивидуума признаков обоих полов. К истинным гермафродитам (*от мифического персонажа Гермафродита*) обычно относят бисексуалов с двуполым строением наружных половых органов и наличием в организме обоих типов гонад, всех других бисексуалов с наличием других признаков противоположного пола называют *псевдогермафродитами*. В зависимости от расположения гонад у них выделяют следующие формы гермафродитизма: латеральную (*яичники расположены на одной стороне тела, а тестикулы – на другой*); билатеральные (*яичники и тестикулы расположены на обеих сторонах тела*); унилатеральные (*на одной стороне расположены яичники и тестикулы, а на другой – оба тестикула*). Частота встречаемости этих форм гермафродитизма соответственно составляет 40, 20 и 40 %. Цитогенетически при гермафродитизме выявляются следующие кариотипы: 46, XX (50 %); 46, XY (20 %); мозаичные клоны: XO/XY; XX/XY (30 %). Такая же хромосомная аномалия с мужскими и женскими гонадами встречается и при псевдогермафродитизме – 45, XO/46, XY. В этом случае возникает синдром тестикулярной феминизации (*фенотипически нормальная женщина с кариотипом мужчины: 46, XY*); генная мутация – 46, XX/46, XY.

В случае мужского псевдогермафродитизма выделяют три клинические формы: *андرويدную* – наружные половые органы по мужскому типу (*но могут быть и женские*); *евнухоидную* – наружные половые органы не определяются или недоразвиты (*клинически проявляется в виде синдрома Клайнфельтера*); *тернеровскую* – наружные половые органы не определяются либо имеются мужские и женские (*клинически проявляется как синдром Шерешевского – Тернера*).

Геронтология (*греч.* geronto – старик, logos – наука) – раздел медицины и биологии, изучающий закономерности старения человека и других организмов.

Гéтеро... (*греч.* heteros – иной, другой) – часть сложных слов, означающая «разнородность, чужеродность».

Гетероаллель – аллель, отличающийся от других аллелей того же гена по нуклеотидной последовательности в различных участках вдоль гена; в противоположность истинным аллелям, число которых для каждого сайта (*нуклеотидной пары*) внутри гена равно четырем.

Гетерогенность генетическая – разнообразие (*множество*) генетических причин, обусловленное взаимодействием как между отдельными генами, так и между отдельным геном и геномом организма в целом. Это понятие связано с гетерогенностью генотипов, которая базируется на множестве генетических и негенетических причин, приводящих к нормальному полиморфизму признаков (*от нижней до верхней границы нормы*).

Гетерогамия (*греч.* heteros – иной, gamos – брак), *син.* анизогамия – тип полового процесса, при котором сливающиеся гаметы различаются по величине; наблюдается у некоторых грибов и водорослей.

Гетерозигота – организм (*клетка*), содержащий два разных аллеля в одном и том же локусе гомологичных хромосом.

Гетероморфизм (*греч.* heteros – иной, morphe – форма) – различие по форме между диплоидным и гаплоидным поколениями.

Гетеробзис (*греч.* heteroiōsis – изменение), *син.* гибридная сила – превосходство гибрида по мощности роста, жизнестойкости и продуктивности по сравнению с родительскими формами.

Гетеротопия (*греч.* heteros – иной, topos – место) – изменение места эмбриональной закладки органов в эмбриогенезе, например закладка половых желез у высших животных происходит не в экто- или энтодерме, как это имеет место у низших многоклеточных, а в мезодерме. Гетеротопия является одной из форм ценогенезов.

Гетерохроматин (греч. heteros – иной, chrōma – цвет) – интенсивно окрашивающиеся генетически неактивные участки хромосом, находящиеся в течение всего клеточного цикла в конденсированном (*плотно упакованном*) состоянии.

Гетерохрония (греч. heteros – иной, chronos – время) – изменение темпов эмбриогенеза органов у высших организмов на ускоренное (*акцелерация*) или замедленное развитие (*ретардация*), по сравнению с более примитивными формами живых существ. Примером гетерохронии у высших животных могут быть: 1) сдвиги на ранние стадии (*акцелерации*) эмбриональных закладок сердца, головного мозга и глаз; 2) сдвиги на более поздние сроки (*ретардации*) закладок кишечника и органов половой системы.

Гёте Иоганн Вольфганг (1749–1832) – немецкий поэт, мыслитель, естествоиспытатель. В области естествознания с его именем связаны работы по сравнительной морфологии и анатомии растений и животных, физике, минералогии, геологии и метеорологии. Наибольшее значение имеют морфологические исследования, которые положили начало развитию теоретической сравнительной морфологии. В труде «Опыт о метаморфозе растений» (1790) он проследил признаки сходства в устройстве различных органов растений. Ввел термин «морфология». Его труды по теории цветов имели большое значение для исследований по физиологии и психологии зрения.

Гиалоплазма (греч. hyalos – стекло, plasma – образование) – см. Матрикс цитоплазмы.

Гиббереллины – самый обширный класс фитогормонов; из них 40 гиббереллинов получены из растений и 20 – из грибов. Вырабатываются гиббереллины растений в фотосинтезирующих листьях и, поступая в ближайшее междоузлие, активируют рост стебля. Образуются только в условиях длинного дня и тем самым задерживают раннее цветение растений, защищая их от весенних заморозков. Получены в кристаллическом виде и могут быть использованы в сельском хозяйстве.

Гибрид (лат. hibrida – помесь) – потомок, полученный в результате скрещивания генетически различающихся родительских форм (*видов, пород, линий*). Классический пример – скрещивание особей двух чистых линий садового гороха, относящихся к одному виду.

Гибридизация в молекулярной генетике – процесс взаимодействия комплементарных цепей нуклеиновых кислот, в результате которого образуются ДНК:ДНК-, РНК:РНК-,

ДНК:РНК-транскрипты. Метод гибридизации используется для идентификации в исследуемом материале фрагментов нуклеиновых кислот с помощью так называемых «зондов», представляющих собой комплементарные им олигонуклеотиды, меченные радиоизотопами. Точность гибридизации настолько велика, что с ее помощью можно выявить комплементарные ДНК-зонду нуклеотидные последовательности даже в тех случаях, когда концентрация их составляет всего лишь одну молекулу на клетку. В частности, метод гибридизации используется в типаже возбудителей бактериальных, вирусных инфекций и протозойных инвазий. Половой гибридизацией в популяционной генетике называют скрещивание особей, принадлежащих к различным сортам, видам или родам растений и животных, а вегетативной – сращивание частей растений.

Гибридная сила – см. Гетерозис.

Гибридологический метод – это система специальных скрещиваний, которые разработал Г. Мендель для получения гибридов с целью анализа характера наследования признаков. Вначале подбираются «константно различающиеся» (*чистые линии*) родительских пар, на втором этапе производится количественный анализ полученных гибридов, отличающихся от каждой родительской пары по отдельным признакам, далее осуществляется индивидуальный анализ потомства от каждого скрещивания в ряду поколений и, наконец, с помощью статистических методов оцениваются результаты эксперимента.

Гибридо́мы – клетки, образующиеся в результате слияния оболочек двух разнородных клеток. Такие клетки сохраняют способность делиться. В процессе клеточного деления хромосомы обоих ядер перемешиваются, и образуется общее ядро. Для слияния клеток используют полиэтиленгликоль. Клеточные гибридомы широко используются для получения антител одной-единственной специфичности (*моноклональные антитела*). С этой целью производится слияние нормальных по продолжительности жизненного цикла лимфоцитов, продуцирующих антитела, с опухолевыми (*бессмертными*) дефектными линиями В-клеток, неспособными к секреции иммуноглобулинов. Затем взвесь клеток высевают на селективную для гибрида ГАТ-среду, содержащую гипоксантин, аминоптерин и тимидин, но неблагоприятную как для нормальных лимфоцитов, так и для опухолевых В-клеток. При этом каждая гибридома наследует присущие родительским клеткам свойства: от антителообразующей – способность продуцировать высоко-

специфические иммуноглобулины к строго определенному эпиту антигена, а от опухолевой В-клетки – способность к перевиваемости и неограниченному росту. Имея одинаковую структуру, идиотип и специфичность, моноклональные антитела нашли широкое применение в идентификации различных видов микроорганизмов, субпопуляций лимфоцитов, при определении совместимости групп крови, диагностике опухолей, серотерапии инфекционных заболеваний, новообразований и во многих других областях биологии и медицины.

Гидро... (*греч.* hydro – вода) – часть сложных слов, указывающая на отношение к жидкости.

Гидролазы – ферменты, катализирующие реакции расщепления внутримолекулярных связей, которые протекают с присоединением воды в точке расщепления.

Гидрофит (*греч.* hydro, phyton – растение) – растение, требующее для развития высокой влажности или растущее в воде.

Гинецёй (*греч.* gyne – женщина, oikions – дом) – совокупность плодолистиков в цветке, образующих один или несколько пестиков.

Гиногенез (*греч.* gyne – женщина, genesis – развитие) – форма размножения организмов, при которой сперматозоид, проникая в яйцеклетку, стимулирует ее развитие, но ядро его не сливается с ядром яйца и не участвует в последующем развитии зародыша. Иногда гиногенез рассматривают как одну из форм партеногенеза.

Гипер... (*греч.* hyper – над, сверх) – часть сложного слова, означающая «сверх», «более», «над».

Гиперплазия (*греч.* hyper – сверх, plasis – образование, формирование) – увеличение числа структурных элементов клеток и тканей путем их избыточного новообразования. Гиперплазия, лежащая в основе гипертрофии, проявляется в пролиферации клеток с образованием новых тканевых структур (*митохондрий, миофиламентов, рибосом, эндоплазматического ретикулума*). При быстро протекающих гиперпластических процессах нередко наблюдается уменьшение объема размножающихся клеточных элементов. Новообразование клеток при гиперплазии осуществляется путем митотического и амитотического деления. Гиперплазия может развиваться вследствие самых разнообразных влияний на органы и ткани: в результате воздействия на них стимулирующих факторов роста; нарушений нервной регуляции и процессов обмена веществ. Индукторами гиперплазии могут быть воспалительные процессы, вызванные инфекционными агентами и онкогенными вирусами.

Гипертонический раствор – раствор, концентрация и осмотическое давление которого достаточно высоки для извлечения воды из другого раствора, отделенного полупроницаемой мембраной.

Гипертрофия (греч. hyper – сверх, trophe – пища, питание) – увеличение объема и массы ткани, органа или его части, происходящее в процессе пролиферации клеток, часто с увеличением объема внутриклеточных элементов за счет внутриклеточной регенерации органоидов, что называется *гиперплазией*. Таким образом, в основе гипертрофии в одних случаях лежит увеличение количества клеток, а в других – гиперплазия.

Гипно́н – пассивный элемент гомеостатической системы.

Гипо... (греч. hupo – ниже, менее) – часть сложных слов, означающая «под», «менее».

Гиповитаминозы – заболевания, вызванные недостатком в организме тех или иных витаминов. Гиповитаминозы могут возникать не только при недостатке витаминов в пище, но и при нарушении всасывания их в желудочно-кишечном тракте, вызванном некоторыми его заболеваниями (*алкоголизм, лямблиоз, прием антибиотиков* и др.).

Гипотеза (греч. hypothesis – предположение) – научное предположение, выдвигаемое для объяснения какого-либо явления, но требующее проверки на опыте и глубокого обоснования.

Гиппократ (460–377 гг. до н.э.) – великий древнегреческий врач, реформатор античной медицины. Его считают автором знаменитого произведения «Corpus hippocraticum», где представлены почти все стороны и разделы современной клинической медицины. Гиппократ – основоположник принципа индивидуального подхода к больному. При этом он исходил из определяющего влияния факторов окружающей среды на формирование телесных и душевных свойств человека, чем и положил начало медицинской географии. При обследовании больного пользовался осмотром, простукиванием, ощупыванием, прослушиванием груди. Изложил многие симптомы и синдромы. Положил начало описанию течения болезни по стадиям. Его система лечения покоилась на принципах приносить пользу и не вредить (*non nocere*); противоположное лечить противоположным (*contraria contrariis curantur*); соблюдать осторожность и щадить силы больного; применять более активные средства лечения, когда менее активные не оказывают лечебного эффекта. Гиппократ известен также как искусный хирург.

С именем Гиппократа связано представление о высоком моральном облике и этике врача, в частности ему приписывают текст так называемой врачебной клятвы, сжато формулирующий морально-этические нормы его поведения по отношению к своим учителям и пациентам.

Гипотонический раствор – раствор более низкой концентрации, отдающий воду другому раствору, отделенному полупроницаемой мембраной.

Гистерезис (*греч.* hysteresis – недостаток, отставание) – зависимость настоящего от прошлого; отставание следствия от производящей его причины.

Гистогенез (*греч.* histos – ткань, genesis – развитие) – сложившаяся в филогенезе совокупность процессов, обеспечивающая в онтогенезе многоклеточных организмов образование, существование и восстановление тканей с присущими им органоспецифическими особенностями.

Гистогормоны – вещества-регуляторы. От гормонов они отличаются тем, что: а) вырабатываются неэндокринными клетками; б) распространяются не с кровью и лимфой, а путем диффузии в межклеточное пространство; в) оказывают действие на контактирующие с клетками-продуцентами клетки-мишени, а в ряде случаев на сами продуцирующие их клетки. Гистогормоны, участвующие в иммунных реакциях и воспалительных процессах, называются *цитокинами*.

Гистоны (*греч.* histos – ткань) – белки эукариот, входящие в состав дезоксирибонуклеопротеидов их ядра, стабилизирующие вторичную структуру ДНК, структуру хроматина и хромосом и участвующие в регуляции синтеза нуклеиновых кислот. Гистоны обогащены аминокислотами с основными (*аргинин, лизин*) и гидрофобными (*валин*) радикалами. Первые из них обеспечивают взаимодействие гистонов с ДНК, а вторые – друг с другом. Связь гистонов с ДНК приводит к образованию нуклеосом. Основой нуклеосом является глобула из восьми белковых молекул, включающая по две молекулы гистонов четырех видов (H2A, H2B, H3 и H4), вокруг которой ДНК делает примерно два оборота. Расположены они на ДНК не вплотную, а так, что между ними имеются линкерные (*соединительные*) участки длиной 60 нуклеотидных пар, с каждым из которых связана молекула гистона H1. Длина нуклеосомной нити примерно в 6,2 раза меньше в сравнении с молекулой ДНК. Каждый из пяти видов гистоновых белков кодируется соответствующим геном, и все они сгруппированы в единый кластер

длиной примерно в 6900 пар нуклеотидов. Такие кластеры в гаплоидном наборе хромосом человека повторяются до 35 раз, что ускоряет скорость синтеза гистонов в S-фазе клеточного цикла. Кроме гистонов, составляющих 60–80 % белков хромосом, в них также содержатся многочисленные негистоновые белки, обеспечивающие процессы репликации, модификации, репарации, транскрипции, регуляции и др.

Гистосовместимости гены – гены, контролирующие HLA-антигены.

Гистосовместимость – органотканевая совместимость.

Глаукома (*греч.* glaukoma – голубовато-зеленый) – заболевание глаз, при котором область зрачка отсвечивает соответствующими цветами и оттенками. У больных глаукомой повышается внутриглазное давление с развитием трофических расстройств в сетчатке и диске зрительного нерва, что приводит к снижению остроты зрения. Заболевание определяется рецессивным аллелем, расположенным в X-хромосоме.

Гликозиды – производные сахаров, в которых остаток сахара связан через атом кислорода, серы, азота или непосредственно с органическим радикалом. Наперстянка, ландыш, строфант как гликозиды растительного происхождения издавна используются для нормализации сердечной деятельности. К гликозидам относятся также некоторые алкалоиды, витамины и антибиотики. Самыми важными гликозидами являются нуклеозиды (*эфирьы рибозьы и дезоксирибозьы с азотистьыми основаниями*), входящие в состав АТФ, НАД, НАДФ, ДНК и РНК.

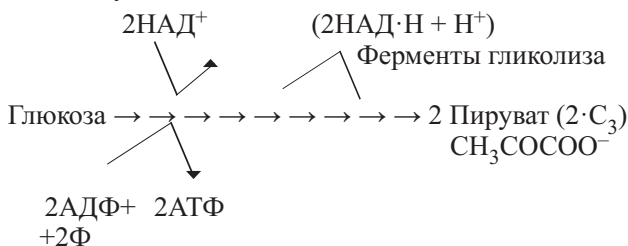
Гликока́ликс (*греч.* glykys – сладкий, *лат.* callum – толстая кожа) – гликопротеидный комплекс толщиной несколько десятков нанометров, ассоциированный с наружной поверхностью плазматической мембраны в животных клетках. В гликокаликсе, который покрывает поверхность кишечного эпителия, происходит пристеночное пищеварение.

Глико́лиз (*греч.* glykys – сладкий, *lisis* – разрушение, распад) – ферментативный процесс расщепления моносахаридов (*главным образом, глюкозы*), протекающий почти во всех организмах и клетках независимо от того, живут они в анаэробных или в аэробных (кислородная среда) условиях. Общее уравнение гликолиза: $C_6H_{12}O_6 + 2АДФ + 2Ф\text{ неорг.} \rightarrow 2C_3H_6O_3$ (*молочная кислота*) + $2АТФ + 2H_2O$. Хотя гликолиз (*брожение*) могут осуществлять и прокариоты, и эукариоты, бактерии используют для этого более разнообразные пути (*молочно-кислое, уксусно-кислое, спиртовое, масляно-кислое и другие типы брожения*).

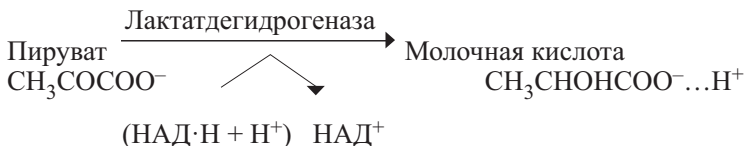
Гликолиз – наиболее простой и древний способ получения энергии, который использовался первыми живыми существами на нашей планете до появления кислорода в атмосфере Земли. С появлением кислорода реакции гликолиза стали общими для многих типов брожения и дыхания.

Многие виды бактерий, грибов и мелких беспозвоночных животных способны существовать за счет небольшого количества АТФ, образующегося в процессе гликолиза. Однако у большинства из них, а также и у всех высших организмов, есть, кроме того, еще и цикл лимонной кислоты, и цепь переноса электронов, поставляющих клетке в 19 раз больше энергии, чем один только гликолиз. У этих организмов гликолиз является первым этапом дыхания, которое происходит в митохондриях с участием кислорода. В этом случае гликолиз включает девять последовательных реакций, каждая из которых катализируется специфическим ферментом, а конечными продуктами гликолиза являются пируват (*т.е.* анион пировиноградной кислоты (CH_3COCO^-)) и НАД·Н. Этот процесс называют *аэробным гликолизом*. Продукты аэробного гликолиза, богатые энергией, поступают в митохондрии, где пируват окисляется до CO_2 и H_2O , а НАД·Н – в НАД^+ .

Общую схему аэробного гликолиза глюкозы можно представить в следующем виде:



При недостатке кислорода, возникающем, например, при усиленной физической нагрузке, окисление НАД·Н в НАД^+ в митохондриях тормозится, и начинает осуществляться брожение с участием фермента лактатдегидрогеназы; при этом образуется молочная кислота по схеме



Образование лактата (т.е. *аниона молочной кислоты из глюкозы*) называют *анаэробным гликолизом*. Лактат переносится кровью в печень, где вновь конвертируется в глюкозу. Смысл анаэробного гликолиза – поддержать синтез АТФ в бескислородных условиях, когда блокирован нормальный путь реокисления НАД·Н (*если нет НАД⁺, то не образуется и НАД·Н*). Таким образом, благодаря анаэробному гликолизу организм может осуществлять ряд физиологических функций в условиях недостаточности кислорода. В клетках, не содержащих митохондрий, например в эритроцитах, гликолиз является единственным способом получения энергии для синтеза АТФ.

Глиоксисо́ма – микротельце, содержащее ферменты, необходимые для превращения жиров в углеводы. Глиоксисомы играют важную роль при прорастании семян.

Глобализа́ция – всестороннее устойчивое развитие человечества, тенденция к его единению, налаживанию коммуникативных связей между странами и преодолению отчужденности людей. Единение человечества исторически проявлялось, главным образом, в духовной сфере (*взаимодействие культур, распространение монотеистических религий, попытки создания общего для всех народов языка эсперанто*). Современные тенденции глобализации выходят за эти пределы и охватывают экономику, политику, информационные процессы в самых различных областях человеческой деятельности; формируется мегаобщество с многогранными связями.

Глубина системы – количество учитываемых уровней строения системы.

Гни́ение, *син.* аммонификация – разложение азотсодержащих органических соединений (*преимущественно белков*) микроорганизмами. Микроорганизмы сначала разлагают белок гидролитическими ферментами (*протеазами*) до аминокислот, всасывают их, а затем используют для построения своего тела. Дальнейшее дезаминирование (*отнятие аминокруппы*) и декарбоксилирование (*отщепление CO₂*) аминокислот приводит к образованию NH₃, H₂S, CO₂, органических кислот, аминов и других веществ, среди которых имеются ядовитые и неприятно пахнущие вещества.

Гниение происходит в процессе круговорота азота в природе, а также в кишечнике животных и человека. Ядовитые продукты, образующиеся при этом в организме, обезвреживаются в печени.

Голандрическое наследование – тесно сцепленное с У-хромосомой наследование от отца к сыну.

Голосеменные – хвойные растения, у которых семя не заключено в завязь.

Гомейозисные гены – семейство родственных генов, определяющих форму тела, «разделяя» тело эмбриона по передне-задней оси на клеточные поля, которые дифференцируются в конечности и другие структуры.

Гомео..., **гмо...** (*греч.* homoios – подобный, одинаковый) – часть сложных слов, означающих «такой же», «сходный».

Гомеобоксные гены – особый набор генов верхнего уровня, управляющих сложным процессом эмбрионального развития животных организмов. Обычно содержат консервативный участок из 180 пар оснований – гомеобокс: такие гены обозначают как Нох-гены. Они собраны в кластеры и кодируют регуляторные белки, которые, связываясь с соответствующими участками ДНК, вызывают считывание комплексов других генов, иначе говоря, включают необходимые программы для нормального развития эмбриона.

Гомеостаз (*греч.* homoios – подобный, stasis – стойкий) – относительное постоянство химического состава, структуры, свойств и функций внутренней среды организма (*в биологии и физиологии*); постоянство иммунитета, структуры генотипа, сохранение видового состава и числа особей в ценозах (*в иммунологии, генетике, экологии*).

Гоминиды (*лат.* homo – человек) – самое высокоорганизованное семейство, включающее человекообразных обезьян и Homo sapiens.

Гомогенный – однородный по составу.

Гомозигота (*греч.* homos – одинаковый, zygotos – сопряженный) – клетка или организм, содержащий два одинаковых аллеля в конкретном локусе гомологичных хромосом.

Гомойотермия (*греч.* homos – сходный) – свойство животных и человека поддерживать постоянную температуру в «ядре» тела. «Ядро» окружено оболочкой периферических тканей (*мышцами, жиром, кожей*), температура которых ниже и в большей степени зависит от окружающей среды, особенно на открытых участках тела. Продукция тепла в организме зависит от интенсивности физической работы.

Гомбологи – хромосомы, имеющие одинаковые генетические локусы; диплоидная клетка обладает двумя копиями каждого гомолога, по одной от каждого родителя.

Гомологичные хромосомы – хромосомы, образующие пары на первой стадии мейоза. Гомологичные хромосомы в паре происходят от разных родителей.

Гомоло́гия (*греч.* homologia – соответствие) – в биологии – сходство в строении органов различных видов животных или растений, обусловленное их происхождением из одинаковых зачатков, например птичьих крыльев – с передними конечностями млекопитающих.

Гона́ды (*греч.* gone – порождающие) – половые железы (*органы*) человека и животных, образующие половые клетки (*яйца и сперматозоиды*) и половые гормоны. Мужские гонады – семенники, женские – яичники.

Горизонтальный перенос генов – перенос новых генов от бактерии к бактерии у близкородственных видов, который осуществляют конъюгативные плазмиды, транспозоны и фаги; имеются данные о переносе генов у бактерий, относящихся к разным родам.

Гормо́ны (*греч.* hormao – привожу в движение, побуждаю) – биологически активные вещества, выделяемые в кровь железами внутренней секреции или скоплениями специализированных клеток и оказывающие специфическое действие на клетки-мишени других органов и тканей, избирательно контролируя клеточный метаболизм. Гормоны обуславливают дифференцировку клеток, нормальное развитие органов и тканей, активность генов, адаптацию, поведение человека и животных, гомеостаз организма в целом.

Горячая точка – локус гена, в котором частота возникновения мутаций или рекомбинаций весьма велика.

Градиéнт (*лат.* gradient – шагающий) – векторная величина, отражающая количественные отличия каких-либо морфологических или функциональных свойств (*например, по градиенту концентрации*) или, наоборот (*против градиента*). При рассмотрении различных биологических процессов учитывают градиент электрического поля, концентрационный, осмотический, гидростатический, температурный и др.

Гра́на – зеленая гранула внутри хлоропласта, состоящая из стопки тилакоидов. Содержит хлорофилл, каротиноиды и является местом протекания световых реакций фотосинтеза.

Гру́минг (*англ.* grooming – чистка, уход за телом) – смещенная поведенческая реакция. Различают автогруминг животных и аллогруминг человека и обезьян.

Реакция автогруминга животных, которая проявляется почесыванием, выкусыванием, вылизыванием, не имеет гигиенического назначения. Возникает в тех ситуациях, когда животные, озадаченные чем-либо, еще не приняли решения.

Аллогруминг у человека и обезьян – форма дружелюбного, умиротворяющего, комфортного поведения по отношению к другой особи. Аллогруминг человека, погладившего ребенка по голове, демонстрирует благосклонность и расположение. Часто встречается также во взаимоотношениях между человеком и собакой, которая, например, лижет хозяина. Груминг увеличивает секрецию эндорфинов, вызывающих эйфорическое состояние, снижает уровень тревоги, ослабляет стресс.

Группа сцепления – генные локусы, которые прямо или косвенно могут быть объединены на основе сцепленности; термин эквивалентен хромосоме или паре хромосом.

Группы крови – первые три группы 0(I), A(II), и B(III) открыл в 1901 г. австрийский иммунолог и основатель иммунологической генетики К. Ландштейнер, четвертую AB(IV) – спустя 3 года чешский врач Я. Янский. Группы крови наследуются в соответствии с законами Менделя и не изменяются на протяжении жизни человека. Их классификация основана на характере реакции агглютинации (*склеивания*) эритроцитов с последующим их лизисом, которая возникает в организме реципиента при введении ему несовместимой группы крови. Группы крови отличаются наличием в мембранах эритроцитов разных антигенов, которые обозначаются буквами A и B, а в плазме антител – α и β против них. У одного человека не может быть одноименных антигенов и антител, т.е. A и α , B и β , так как при их наличии происходит склеивание эритроцитов. Имеющиеся четыре группы крови представляют собой следующие комбинации антигенов и антител: I – 0 $\alpha\beta$, II – A β , III – B α , IV – AB0, где нулем обозначено отсутствие антигенов (I) или антител (IV) из системы AB0. Группы крови разных людей считаются совместимыми, если в плазме реципиента (*тому, кому переливают кровь*) нет антител против антигенов эритроцитов донора (*дающего кровь*). Поэтому носитель IV группы крови долгое время считался универсальным реципиентом, а имеющий I группу – универсальным донором. Правда, эти представления сейчас уже устарели, и в медицинской практике в настоящее время переливается только одногруппная кровь. Лишь в самых крайних случаях, при больших кровопотерях, по жизненным показаниям, взрослому реципиенту можно перелить 200 мл иногруппной совместимой крови.

Гуани́н (*исп.* guano – помет птиц) – пуриновое основание, входящее в состав ДНК и РНК.

Гуморальная регуляция (*лат.* humor – жидкость) – механизм регуляции процессов жизнедеятельности в организме, осуществляемый через кровь, лимфу, тканевую жидкость с помощью гормонов и биологически активных веществ, выделяемых клетками, тканями и органами при их функционировании. У высокоразвитых животных и человека гуморальная регуляция подчинена нервной, с которой составляет единую систему нейрогуморальной регуляции.

Гу́мус – перегной в почве, улучшающий ее плодородие.

Гутта́ция (*лат.* gutta – капля) – выделение листьями капель воды под воздействием корневого давления.

Д

Да́льтон – единица атомной массы, соответствующая $1/12$ массы самого распространенного атома изотопа углерода C^{12} или массе одного атома водорода ($\approx 1,66 \cdot 10^{-24}$ г).

Дальтони́зм – врожденная цветовая слепота, при которой индивидуум не может четко различать красный и зеленый цвет; наблюдается преимущественно у мужчин, так как ген, ответственный за ее проявление, находится в единственной X-хромосоме. Этот дефект зрения описал в 1794 г. английский химик и физик Дж. Дальтон, который сам страдал таким дефектом зрения.

Да́рвин Чарльз Роберт (1809–1882) – основоположник теории эволюции органического мира (*дарвинизма*). Ч. Дарвин оставил огромное научное наследие, но главным в нем является фундаментальный труд «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859), в котором он изложил собственные взгляды на историческое развитие животных и растений. Действующими факторами их эволюции он назвал *изменчивость*, *наследственность* и *естественный отбор*. В своей теории Дарвин исходил из того, что начало видообразованию дает не приспособительная изменчивость, возникающая у всей популяции при адаптации к стрессорным факторам окружающей среды и быстро исчезающая при ее нормализации, а неопределенная (*случайная*), проявляющаяся стабильным изменением фенотипа у отдельных особей популяции или небольшой их группы. Она может сопровождаться появлением новых полез-

ных, бесполезных (*индифферентных*) или вредных признаков и свойств. Шанс на закрепление в борьбе за существование, по мнению Дарвина, имеют только полезные признаки, обеспечивающие приспособление животных и растений, что и было названо им *естественным отбором*. Через уничтожение бесполезных и вредных признаков естественный отбор сдерживает беспредельное размножение организмов в природе. Создаются благоприятные условия для конкуренции выживших особей, обладающих преимуществом перед другими представителями того же вида, например лучше защищенных от хищников, устойчивых к паразитам, дающих многочисленное потомство, и таким образом обогащается генетический фонд планеты. Благодаря его непрерывному действию животные и растения, попадая в новые условия, приспособляются к ним путем дивергенции, т.е. постепенно изменяются в разных направлениях и становятся все более разнообразными по своим признакам. Последующее дивергирование приводит к возникновению новых разновидностей и видов.

Двойное оплодотворение – оплодотворение яйцеклетки спермием с образованием зиготы ($2n$) и одновременным слиянием второго спермия с двумя полярными ядрами, что приводит к формированию клеточного триплоидного ($3n$) ядра эндосперма покрытосеменных.

Двойной кроссинговер – происходящий одновременно в двух точках пары гомологичных хромосом.

Двудольные – один из двух классов покрытосеменных. Двудольные характеризуются наличием двух семядолей, сетчатым жилкованием листьев и 4- или 5-членными цветками.

Двудомные – однополые растения, у которых мужские и женские половые клетки развиваются на разных особях.

Двулётник – растение, которому для завершения жизненного цикла требуются два вегетационных периода, причем цветение и плодоношение происходит на второй год.

Двуполый цветок – цветок, имеющий, по крайней мере, одну функциональную тычинку и один функциональный плодolistик.

Де... (*лат. de* – прочь) – приставка, означающая удаление чего-либо, например «дегидратация» означает удаление воды.

Девиация (*лат. deviatio* – отклонение) – одна из многочисленных форм (*модусов*) эволюционного отклонения морфогенеза какого-либо органа на одной из средних стадий филэмбриогенеза.

Дегенерация (*лат. degeneration* – вырождение, перерождение, разрушение, деструкция, дезинтеграция) – 1) изменение структуры ткани, органа, клетки, при котором снижается их жизнеспособность и ухудшается функционирование; 2) упрощение структуры органов и тканей в процессе онтогенеза организмов, например исчезновение хвоста у головастика в процессе превращения в лягушку; 3) редукция отдельных органов и целых систем в процессе филогенеза, например кишечника у ленточных червей.

Дегидрогеназы – ферменты класса оксидоредуктаз, катализирующие реакции отщепления водорода от одного субстрата и переноса его на другой. Коферментами дегидрогеназ, которые являются акцепторами атомов водорода, обычно служат НАД, НАДФ, ФАД. Реакции с участием дегидрогеназ лежат в основе биологического окисления, тесно связанного с обеспечением клеток энергией. Участвуют в процессах катаболизма всех белков, углеводов, липидов, нуклеотидов.

Дедукция (*лат. deductio* – выведение, вывод по правилам логики) – цепь умозаключений, звенья которой связаны правилами логического следования. Началом (*посылками*) дедукции являются аксиомы, постулаты или просто гипотезы, имеющие характер общих утверждений («*общее*»), а концом – следствия из посылок, теоремы («*частное*»). Если посылки дедукции истинны, то истинны и ее следствия. Дедукция – основной метод доказательства «от общего к частному».

Дезоксирибоза (*лат. desoxy* – потеря кислорода, *ribose* – разновидность сахара) – пятиуглеродный сахар, имеющий на один атом кислорода меньше, чем рибоза. Входит в состав ДНК.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – носитель наследственной информации про- и эукариот. ДНК – линейный биополимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей, соединенных друг с другом водородными связями (рис. 6). Каждая цепь ДНК – это текст, в котором записана информация в виде строгой последовательности нуклеотидов четырех типов. В состав каждого из них входит три компонента: азотистое основание, пятиуглеродный сахар дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты. Среди азотистых оснований различают два производных пиримидина – тимин (*T*) и цитозин (*C*) – и два производных пурина – аденин (*A*) и гуанин (*G*). Каждое из них, связавшись с дезоксирибозой, образует нуклеозид, который, присоединив остаток фосфорной кислоты, превращается в нуклеотид. Различают четыре типа нуклеотидов: дезоксиадено-

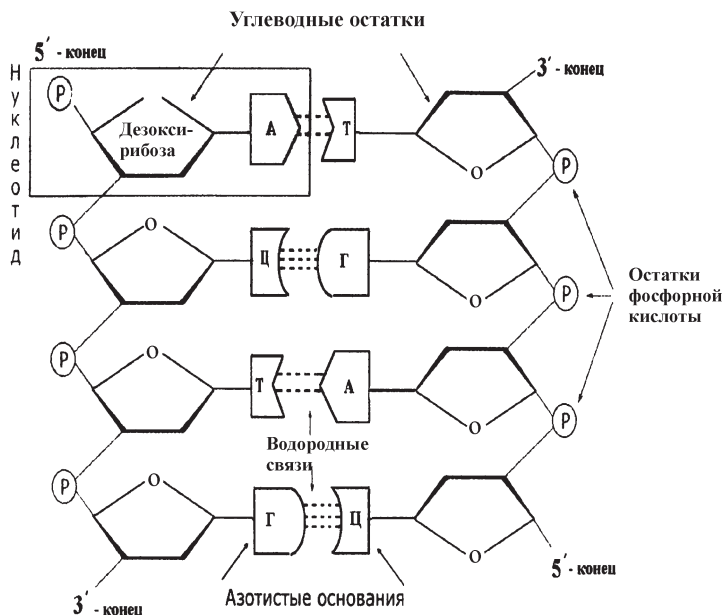


Рис. 6. Схематическое изображение первичной структуры двухцепочечной молекулы ДНК

зинмонофосфат (*дАМФ*), дезоксигуанозинмонофосфат (*дГМФ*), дезоксицитидинмонофосфат (*дЦМФ*), дезокситимидинмонофосфат (*дТМФ*). ДНК – полимер с очень большой молекулярной массой; в одну молекулу может входить более ста миллионов нуклеотидов. В полинуклеотидной цепи они соединены фосфозфирными связями между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты другого. При этом дезоксирибоза в молекуле ДНК находится в виде пятичленного так называемого *фуранозного кольца*, в котором атомы углерода пронумерованы по часовой стрелке арабскими цифрами 1', 2', 3', 4', 5' в направлении от кислорода. Каждая линейная цепь ДНК имеет два конца. На одном из них расположена 5'-ОН группа дезоксирибозы, не связанная с другим нуклеотидом (*5'-конец*), на другом – такая же «оголенная» 3'-ОН группа (*3'-конец*). Две полинуклеотидные цепи объединяются в единую молекулу при помощи водородных связей между азотистыми основаниями, содержащимися в парных нуклеотидах. При этом аденин

одной цепи полинуклеотидов связывается с тиминном противоположной цепи двумя водородными связями, а гуанин с цитозином другой — тремя водородными связями. Такая избирательная взаимосвязь нуклеотидов называется *комплементарностью*. Цепи нуклеотидов представляют собой правозакрученные спирали по 10 пар оснований в каждом витке. К тому же они антипараллельны, т.е. на каждом конце двойной спирали ДНК всегда имеется по одному 5'- и 3'-противоположному концу. Полинуклеотидную структуру ДНК принято изображать начальными буквами азотистых оснований в такой последовательности, в какой они находятся в нуклеотидах, реже — 5'-, 3'-верхняя цепь / 3'-, 5'-нижняя цепь. Но обычно обе цепи не изображают, так как известно, что вторая цепь комплементарна первой. Верхнюю цепь 5'-3' называют *кодирующей* (у вирусов — *плюс-цепь*) или смысловой, нижнюю 3'-5' — *матричной* (у вирусов — *минус-цепь*), так как на ней осуществляется синтез матричной или информационной РНК. При этом подразумевается, что последовательность оснований записывается с 5'-конца слева в направлении 3'-конца справа.

Дезоксирибонуклеотид-трифосфаты (дНТФ) — исходные вещества для синтеза ДНК; дНТФ бывают четырех видов в зависимости от того, какое азотистое основание содержат — аденин, гуанин, цитозин или тимин. Исходя из этого и составляются названия: дАТФ — дезоксиаденозинтрифосфат; дГТФ — дезоксигуанозинтрифосфат; дЦТФ — дезоксцитидинтрифосфат; дТТФ — дезокситимидинтрифосфат.

Дейтэрий, *син.* тяжелый водород — водородный атом, ядро которого содержит протон и нейтрон.

Декарбоксилирование — процесс отщепления диоксида углерода от органических кислот или аминокислот. Реакции декарбоксилирования катализируются специфическими ферментами — декарбоксилазами.

Декарт (лат. Cartesius) **Рене** (1596–1650) — французский естествоиспытатель и философ, сформулировавший закон сохранения количества движения, закон преломления света и разработавший философскую систему познания, получившую название *картезианство* по латинизированной форме его имени — Картезий. Для Декарта как естествоиспытателя организм представлялся неотъемлемой частью природной субстанции, элементы которой взаимодействуют друг с другом под влиянием внешних воздействий, а жизнь — процессом постоянного взаимодействия с окружающей природой. Поэтому каждое

жизненное действие организма имеет, по Декарту, рефлекторную природу. Важнейшим результатом его физиологических исследований явилась разработанная ученым схема рефлекторной дуги. Он считал, что одни нервы являются проводниками к мозгу центростремительных сигналов, вызываемых внешними раздражителями, другие – проводниками центробежных импульсов от мозга к мышцам. Вся природа, по Декарту, имеет одни и те же регулятивные принципы, один и тот же порядок бытия. Многочисленные проявления человеческой жизни могут быть поняты, как указывал Декарт, если удастся объяснить взаимодействие всех элементов организма. Всех, кроме мышления, являющегося способностью души, а не тела. Резко отделив в человеке душу от тела, Декарт развил чисто соматическую теорию боли, голода и жажды, физиологическую теорию зрения и памяти, которые изложил в трактате «О человеке». Он писал, что тело животного и человека – автомат, движущей силой его является теплота, средоточием которой считал сердце. Согласно Р. Декарту, каждый человек видит себя существующим постольку, поскольку он осознает сам факт своего мышления. Отсюда «*Cogito, ergo sum*» («Мыслю, следовательно, существую») – крылатая фраза Декарта.

Декларация прав Земли (Хартия Земли) – кодекс поведения людей, наций и государств в духе уважения к правам Земли (*единственного дома для людей*), возникший в связи с крайней потребностью сохранения биосферы, систематически подвергающейся воздействию антропогенных факторов опасности. Декларация прав Земли принята на 55-й сессии Генеральной Ассамблеи ООН 7–8 сентября 2000 г.

Основные принципы Декларации прав Земли следующие.

1. Уважать Землю и все живое во всем его многообразии.
2. Заботиться о живом сообществе с чувством понимания, сострадания и любви.
3. Создавать справедливые, открытые, устойчивые и мирные демократические общества.
4. Сохранять богатство и красоту Земли для настоящего и будущих поколений.
5. Защищать и сохранять единство экосистем Земли, уделяя особое внимание биологическому разнообразию и природным процессам поддержания жизни.
6. Предотвращать нанесение вреда окружающей среде в качестве лучшего способа экологической защиты, а также выбирать путь осмотрительности в случае ограниченности знаний или недостаточной информации.
7. Применять такие модели производства, потребления и воспроизводства, которые сохраняют регенеративные возмож-

ности Земли, права человека и благополучие сообществ. 8. Способствовать изучению экологической стабильности и развивать открытый обмен знаниями.

Делёция (лат. deletio – уничтожение) – тип хромосомной перестройки, в результате которой выпадает часть генетического материала. Размер делеции может меняться от одного нуклеотида до целой хромосомы. Принято различать утрату срединных участков хромосомы (*истинная делеция*) или ее концевых участков (*дефишенсия*).

Дём (греч. demos – народ, население), *син.* локальная популяция – небольшая внутривидовая субпопуляция, относительно изолированная от других, таких же по численности субпопуляций, для которой характерна повышенная степень панмиксии по сравнению со всей популяцией вида.

Дёмы (греч. demos – народ) – мельчайшие пространственно-репродуктивные группировки позвоночных, которые обычно состоят из брачующихся пар, либо пары взрослых особей с детенышами, либо из устойчивых семейных ячеек с молодым. Дёмы у львов именуются *прайдами*, у ушастых тюленей – *гаремами*, у волков и шакалов – *стаями*, у дельфинов-касаток – *подами*, у гиеновых собак – *паками*, у макаков – *труппами*, у копытных – *стадами* (см. Раса).

Денатура́ция (лат. de – приставка, означающая удаление, natura – природные свойства) – утрата природной конфигурации и биологической активности молекулами белков, нуклеиновых кислот и других биополимеров в результате их нагревания, действия химических и других веществ, вызывающих разрыв нековалентных (*слабых*) связей. Может быть полной и частичной, обратимой и необратимой.

Денатура́ция ДНК – «расплавление» молекулы ДНК и получение двух ее цепочек. Обычно ее денатурируют при температуре 96 °С.

Денитрифика́ция – процесс превращения нитратов в газообразный азот; осуществляется несколькими родами свободноживущих почвенных бактерий.

Дёрево – многолетнее растение с одревесневшим стеблем и корнем. Имеет обычно один стебель (*ствол*).

Дёрма (греч. derma – кожа) – собственно кожа, развивающаяся из мезодермы; расположена у позвоночных под эпидермисом.

Дерматом (греч. derma – кожа, tome – отрезок) – зачаток соединительнотканного слоя кожи; наружная часть сомита мезодермы у зародышей хордовых. Дерматомы распадаются на

отдельные мезенхимные клетки, которые подстилают покровный эпителий и образуют вместе с ним кожу и ее производные (ногти, волосы, железы).

Деструкторы – организмы, разрушающие органические вещества, вновь включающиеся в круговорот веществ. Основными деструкторами являются бактерии и грибы.

Детерминация – причинная обусловленность будущего развития различных частей зародыша; процесс выбора одного из многих возможных путей их развития.

Детерминизм (лат. *determino* – определяю) – философское учение о причинной обусловленности всех процессов и явлений; в противоположность индетерминизму, отрицающему всеобщий характер причинности.

Детрит (лат. *detritus* – истертый) – мелкие органические частицы (остатки) разложившихся животных, растений и грибов вместе с содержащимися в них бактериями. В круговороте органических веществ детрит является пищей животных-сапрофагов. В медицине – продукт распада тканей.

Дефиниция (лат. *definito* – определение) – логическое определение понятия, не претендующее на бесспорную формулировку или вывод.

Дефосфорилирование – отщепление остатка фосфорной кислоты от молекулы фосфорсодержащего соединения. В клеточном метаболизме ферментативное дефосфорилирование осуществляется главным образом фосфатазами, при действии которых образуется свободная фосфорная кислота. В результате дефосфорилирования АТФ аденозинтрифосфатазами энергия ее макроэргических связей расходуется в активном транспорте ионов через мембрану, при мышечном сокращении и других физиологических процессах.

Джэннер Эдуард (1749–1823) – выдающийся английский врач, снискавший признание и благодарность всего человечества за безопасное оспопрививание против «черной» оспы, от эпидемий которой только в Европе в XVIII в. ежегодно погибало около полумиллиона человек. Окончив Лондонский университет и получив звание врача, Дженнер в 1777 г. стал работать в Глостершире, где его внимание привлекло расхожее среди сельского населения мнение о том, что доярки, заразившиеся коровьей оспой, проявляющейся у них (как и на вымени больных коров) появлением на руках нескольких пузырьков, не болевают натуральной оспой даже во время жесточайших эпидемий. Многолетние наблюдения Дженнера убедили его в

правильности этого представления, и он 14 мая 1796 г. решился на публичный эксперимент. Взяв у заразившейся коровьей оспой крестьянки содержимое пузырьков, ввел его в надрезы кожи восьмилетнему Джеймсу Фиппсу. У мальчика появилось легкое недомогание, которое бесследно прошло спустя несколько дней. Теперь надо было доказать, что его организм стал невосприимчив к возбудителю натуральной оспы, и Дженнер 1 июля 1796 г. заразил Джеймса гноем пузырьков больного натуральной оспой. Мальчик остался здоровым и как «соавтор» Дженнера приобрел в науке бессмертие. Дженнер становится родоначальником оспопрививания, а 100 лет спустя Луи Пастер, разработавший научные принципы создания профилактических препаратов, отмечая его заслуги, предложил называть их вакцинами (*лат.* vacca – корова). В 1803 г. в Лондоне были основаны Королевское дженнеровское общество и Дженнеровский институт оспопрививания. Как государственное мероприятие в Англии оно было введено с 1808 г., а сам Дженнер стал почетным гражданином Лондона и других столиц Европы. В Лондоне и французской Булони ему поставлены памятники, но самым величайшим памятником на все века останется полная ликвидация натуральной оспы на Земле, которую в 1978 г. провозгласила ВОЗ.

Диалéктика (*греч.* dialektike – искусство вести беседу) – наука о всеобщих законах движения, изменения, обновления и развития природы, общества и мышления. Рассматривая законы природы, диалектика опирается на законы физики, химии, биологии, техники и других специальных наук, которые воспринимают мир как непрерывное целое.

Диаллельная система (модель) – понятие, под которым подразумевают, что процесс формирования признака осуществляется под влиянием двух аллелей. В геноме человека содержится около 32 тыс. генов (*локусов*). Предполагается, что около трети структурных генов имеют более чем один аллель, т.е. являются полиморфными. Если ген (*локус*) имеет два аллеля, то, согласно диаллельной модели, может возникать четыре варианта формирования признака: ♀A♂A; ♀A♂a; ♂A♀a; ♀a♂a.

Диапазон реакции – фенотипические различия, проявляющиеся у определенного индивида (*генотипа*), находящегося в «обедненных» и «обогащенных» условиях среды.

Дивергéнция (*лат.* divergo – отклоняюсь) – расхождение видовых признаков у организмов, возникающих от общего предка в ходе эволюционного развития животных и растений; расхождение потоков энергии в ходе ее структурных перестроек.

Дигибридное скрещивание – скрещивание, при котором родительские организмы отличаются по аллелям двух генов (А, а; В, в) или по двум парам альтернативных (взаимоисключающих) признаков.

Дизруптивный отбор (лат. disruptus – разорванный), син. разрывающий отбор – форма естественного отбора, благоприятствующая двум или нескольким полезным направлениям изменчивости, исключая промежуточные состояния фенотипов. При действии дизруптивного отбора внутри популяции возникает несколько отчетливо различающихся по фенотипу групп особей.

Дикий тип – фенотип или генотип, характерный для большинства особей данного вида в естественных условиях.

Диморфизм (греч. di – два, morphe – форма) – наличие двух различных форм одного и того же органа, например стерильных и фертильных листьев у папоротников, стерильных и фертильных побегов у хвощей.

Динамическая система – физическая, химическая, биологическая, любая другая система, эволюция которой во времени однозначно определена начальными условиями.

Диплоидный – имеющий двойной набор хромосом ($2n$), характерный для спорофитного поколения.

Дис..., **диз...** (греч. dys, лат. dis) – приставка, обозначающая затруднение, нарушение, расстройство, разделение, утрату чего-нибудь. Перед согласными читается как *дис* (*диспепсия* – нарушение пищеварения), а перед гласными как *диз* (*дизурия* – расстройство мочеиспускания).

Дисахарид – углевод, состоящий из двух молекул моносахаридов, соединенных ковалентной связью, например лактоза, сахароза, мальтоза.

Дискретность (лат. discretus – разделенный, прерывистый) – прерывистость, в противовес целостности, непрерывности.

Дискурсивный (лат. discursus – рассуждение, довод) – рассудочный, логический, опосредованный, в отличие от интуитивного, созерцательного, чувственного.

Дисперсия (лат. dispersio – рассеивание) – 1) в математической статистике и теории вероятности – мера рассеивания (*отклонения от среднего*); 2) в статистике – среднеарифметическое квадратов отклонений наблюдаемых значений случайной величины.

Дисперсные системы – гетерогенные системы, состоящие из множества мелких частиц (*дисперсная фаза*), находящихся в дисперсионной (*однородной*) среде. По размерам частиц дис-

персности различают грубодисперсные и высокодисперсные, или коллоидные, системы. В виде таких систем можно представить себе грунты, ткани организмов, пищевые продукты и пр.

Дисплазия (*греч.* dys – нарушение, plasis – формирование, образование) – нарушение развития органов и тканей. В узком смысле слова термин «дисплазия» указывает на врожденные пороки развития, но практически широко употребляется во всех областях медицины и биологии при констатации и описании неправильного роста и развития любых органов и тканей независимо от времени и причины их возникновения.

Диссимиляция в биологии (*лат.* dissimilis – несходный), *син.* катаболизм – процесс распада органических соединений (*жиров, белков, углеводов и др.*) на простые вещества, в ходе которого высвобождается энергия, частично запасаемая клетками в виде АТФ, используемая затем в реализации жизненных функций организма.

Диссипативные структуры – пространственно-временные структуры, упорядоченность и когерентность в которых поддерживается достаточным потоком внешней энергии и интенсивной диссипацией. Типичными диссипативными структурами являются растущий организм и город.

Диссипация (*лат.* dissipatio – рассеяние) – переход энергии упорядоченного движения в энергию хаотического движения (теплоту).

Дистальный – отдаленный от точки отсчета, связанной, как правило, с основной частью тела (*антоним* «проксимальный», т.е. приближенный).

Дисфункция – нарушение функции.

Дифференцировка (*лат.* differentia – различие) – формирование специализированных клеток, тканей и систем в процессе эмбрионального развития зародышей под влиянием многочисленных факторов роста и трансформации, медиаторов, цитокинов, гормонов, модуляторов и других избирательно действующих биологически активных веществ; процесс развития, в ходе которого неспециализированная клетка превращается в специализированную, неактивированная – в активированную, способную выполнять специфическую функцию.

Диффузия (*лат.* diffusio – распространение, растекание) – процесс спонтанного взаимопроникновения веществ за счет теплового (*броуновского*) движения, происходящего в направлении снижения градиента концентрации, что ведет к равномерному распределению их по всему объему. В биологических

объектах она является основным процессом, обеспечивающим направленный поток минеральных солей, газов и воды. Диффузию воды, в частности, называют *осмосом*.

Дихотомия (*греч.* dichotomia – разделение надвое) – последовательное деление или разветвление целого, исходного или ося на две ветви или части и т.д.

Длина поколения – средний возраст людей, рождающих детей; длина поколения у современного человека равна 20–25 годам.

Длиннодневные растения – растения, которым для зацветания необходим световой период, превышающий определенное критическое значение.

ДНК-диагностика (тестирование по ДНК) – методы анализа генных мутаций, вызывающих тяжелые наследственные болезни. Их могут использовать задолго до появления первых симптомов заболевания (*пресимптоматическая диагностика*) и даже до рождения ребенка по цитогенетическим исследованиям околоплодной жидкости (*дородовая диагностика*). Ключевой технологией, на которой основаны методики ДНК-диагностики, является полимеразная цепная реакция. В Великобритании существует около 30 лабораторий ДНК-диагностики, каждая из которых диагностирует 6–12 заболеваний. Общее число наследственных болезней, которые удается диагностировать, составляет более 400 нозологических единиц. В России функционируют три медико-генетических центра (*Москва, Санкт-Петербург, Томск*), которые осуществляют диагностику трех десятков наследственных болезней. Существуют два различных способа ДНК-диагностики – прямой метод и косвенный. Приоритетом пользуется прямая диагностика (*хотя в арсенале лабораторий имеются оба метода*), основанная на анализе мутаций в соответствующем гене.

ДНК-зонд – меченый искусственный одноцепочечный фрагмент ДНК, использующийся для идентификации комплементарных ему нуклеотидных последовательностей в искомой молекуле ДНК. Процедура ДНК-гибридизации состоит в следующем: ДНК-мишень (*искомый участок ДНК*) переводят в одноцепочечную форму, подвергнув тепловой обработке или воздействию щелочью, т.е. денатурируют ее. При этом водородные связи между цепочками нуклеотидов в ДНК разрываются. Одноцепочечные молекулы ДНК пришивают к нитроцеллюлозному фильтру (*твердой подложке*) и инкубируют с одноцепочечным ДНК-зондом, меченным радиоизотопом.

Если нуклеотидные последовательности зонда и ДНК-мишени комплементарны, то происходит их гибридизация (*спаривание*). Полученные гибридные молекулы визуализируют радиоавтографическим методом. ДНК-зонды получают чаще всего методом химического синтеза, основываясь на известной аминокислотной последовательности белкового продукта искомого гена. Размеры зонда варьируют от 100 до 1000 пар нуклеотидов. В настоящее время используется более 100 различных ДНК-зондов, позволяющих обнаружить в патологических материалах больных специфические особенности строения ДНК патогенных бактерий, вирусов, простейших и грибов и на этом основании установить диагноз инфекционного заболевания.

ДНК-микрочип – фрагменты ДНК, размещенные на небольшом носителе (*стеклянном или пластиковом*) в виде микроскопических точек. Каждая точка на микрочипе соответствует одному гену. Для того чтобы выявить работающие в клетке гены, на микрочип наносят выделенную из клетки смесь мРНК совместно с обратной транскриптазой, с помощью которой синтезируются кДНК-транскрипты, помеченные флюоресцирующими веществами. Далее проводят денатурацию-плавление кДНК-транскриптов и генов, сцепленных с биочипом, путем нагревания. При этом в положительных случаях происходит гибридизация одноцепочечных нитей ДНК транскрипта с известной ДНК микрочипа, след которой обнаруживается сканером в виде люминесцирующей точки. Картину распределения экспрессирующихся и неэкспрессирующихся генов в клетке выводят на дисплей компьютера и проводят количественный анализ гибридизации.

ДНК-полимераза – фермент, участвующий в полимеризации (*связывании*) нуклеотидов при синтезе новой цепи ДНК в процессе репликации (*удвоения*) ДНК. ДНК-полимераза может только элонгировать (*удлинять*) уже существующую нить, называемую затравкой (*праймером*). Этот праймер комплементарен матрице и состоит из 2–10 нуклеотидов; без него синтез цепи ДНК начаться не может. ДНК-полимераза не иницирует образование новой цепи, так как она не может соединить два свободных нуклеотида. Синтез новой цепи ДНК начинается после того, как специальной РНК-полимеразой, называемой *праймазой*, будет синтезирован небольшой участок РНК-праймера; затем подключается ДНК-полимераза и продолжает наращивать цепь. У *E. coli* (*кишечная палочка*) существует три ДНК-полимеразы, называемые Pol I, Pol II, Pol III. Синтез ДНК

катализирует Pol III; Pol I и Pol II участвуют как в репликации, так и в репарации (*восстановлении*) ДНК. У эукариот описано пять ДНК-полимераз, которые обозначаются греческими буквами. Полимеразы α и δ участвуют в репликации ядерной ДНК, β и ϵ выполняют репарирующую функцию, а γ -полимераза участвует в репликации митохондриальной ДНК.

Догель Валентин Александрович (1882–1955) – российский зоолог, создатель экологической паразитологии, изучающей зависимость паразитофауны от физиологического состояния хозяина и условий его жизни. Опубликовал более 250 научных работ, посвященных протистологии, паразитологии и сравнительной анатомии. Фундаментальный труд Догеля по общей протистологии в 1957 г. удостоен Ленинской премии (*посмертно*).

Дозированность гена – свойство гена детерминировать развитие признака до строго определенного предела; параллельно дозе гена усиливается проявление признака, например размер ушной раковины увеличивается, но безгранично.

Докучаев Василий Васильевич (1846–1903) – российский почвовед, основоположник современного генетического почвоведения. Сформулировал понятие о почве как особом естественно-историческом теле, которое образуется при взаимодействии таких факторов, как материнская порода, климат, растительный и животный мир, рельеф, геологический возраст Земли. Впервые дал научную классификацию почв. Подготовил почвенную карту России, разработал учение о географических зонах.

Домáгк Герхард (1895–1964) – немецкий патолог и микробиолог. Профессор патологии и патологической анатомии Мюнстерского университета. Работая директором научно-исследовательской лаборатории патологии и бактериологии в Вупперталь-Эльберфельде, в 1932 г. обнаружил, что пронтозил в комбинации с сульфаниламидным радикалом оказывает лечебное действие при стрептококковой инфекции. Экспериментальные результаты использования пронтозила как терапевтического препарата впервые были опубликованы им в феврале 1935 г. в ставшей теперь классической статье «Немецкого медицинского еженедельника». Через год концерн «И.Г. Фарбениндустри» создал несколько сотен сульфаниламидных препаратов, два из них – сульфapiидин и сульфатиазол – снижали смертность от пневмонии практически до нуля. Открытие антибактериальных эффектов сульфаниламидных

препаратов произвело революцию в лечении бактериальных инфекций. В 1939 г. Домагк был награжден Нобелевской премией «за открытие антибактериального эффекта пронтозила», которую Гитлер запретил ему получить, так как был разгневан фактом награждения антифашиста Карла фон Осечкого Нобелевской премией мира. Высокую награду ему вручили в Стокгольме только в 1947 г. В последние годы жизни Домагк разработал ряд новых препаратов для лечения больных туберкулезом и опухолями.

Домен в молекуле белка – участок аминокислотной последовательности, связанный с определенной функцией.

Доминантность (лат. *dominans* – господствующий) – преобладание действия одного аллеля (*доминантного*), подавляющего проявление другого (*рецессивного*). Доминантность, как и рецессивность, свойства генов, проявления которых, однако, могут сдвигаться в ту или иную сторону (*полная, промежуточная, слабая*) под влиянием внешних условий и других генов, действующих, как модификаторы.

Доминантный – признак одного родителя, подавляющий у гибрида альтернативный признак другого родителя; аллель, проявляющийся у гибрида; вид, преобладающий в определенном сообществе в течение какого-то периода времени.

Донор электронов – вещество, отдающее электроны; действующее как восстановитель; имеющее высокое электронное давление.

Доссé Жан (1916) – французский биолог, впервые установивший, что в организме человека имеется такой же комплекс гистосовместимости, какой был открыт в 40-х гг. XX в. Д. Снеллом у мышей. Он состоит из нескольких генов, контролирующих образование лимфоцитарных антигенов. Главный комплекс гистосовместимости человека он назвал *комплексом HLA (Human Leucocyte Antigens)*. Поскольку каждый ген системы HLA имеет множество аллельных форм, то возможны миллионы различных комбинаций антигенов данного комплекса. В связи с этим Ж. Доссе рекомендовал хирургам при подборе органов доноров учитывать тип HLA-антигена, что значительно повышает жизнеспособность трансплантатов, если они взяты у доноров-родственников (*лучше всего близнецов*). В 1980 г. разделил с Б. Бенасеррафом и Д. Снеллом Нобелевскую премию «за открытия, касающиеся генетически deter-

минированных структур на клеточной поверхности, регулирующих иммунологические реакции».

Дóхерти Питер (1940) – австралийский ветеринарный врач-иммунолог. Профессор, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине (1996) за открытие роли антигенов МНС (белков *Major Histocompatibility Complex* – *главного комплекса гистосовместимости*), расположенных на мембране макрофагов и других клеток, в распознавании микробов (других клеток) и чужеродных веществ. При этом Дохерти совместно с Р. Цинкернагелем установили, что, попав в организм, антигены МНС поглощаются макрофагами, в цитоплазме которых разрушаются до пептидов (*нескольких аминокислотных остатков*). Пептиды выбрасываются на мембрану и встраиваются в антигены МНС, изменяя их физико-химическую структуру, что быстро распознается тимоцитами. Вслед за этим организм реагирует иммунной (*защитной*) реакцией, разрушая генетически чужеродные «метки». Такой же иммунной реакцией реципиент реагирует на трансплантаты доноров, т.е. на чужеродные клетки и ткани, содержащие иные по структуре антигены МНС.

Дрейф генов, *син.* генетико-автоматические процессы – изменения генетической структуры популяции, вызванные случайными причинами и не связанные с ее генетическим приспособлением к окружающей среде. Дрейф генов наблюдается в малочисленных популяциях (100–1000 человек), где имеет место очень высокая частота близкородственных браков, и чем меньше численность популяции, тем интенсивнее он протекает. Это приводит к снижению (*даже полной утрате*) частоты встречаемости одного из аллелей генного локуса. Каждый изолят в результате дрейфа генов характеризуется своими генными частотами, в ряде случаев резко отличаясь от соседнего, связанного с ним общностью происхождения.

Дупликация (*лат. duplicatio* – удвоение) – тип хромосомной перестройки, в результате которой происходит добавление участка гена или хромосомы, что может приводить к возникновению новых генов.

Дыхание – совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его в биологическом окислении органических веществ и удаление из организма диоксида углерода. При этом в клетках освобождается энергия, которая в форме АТФ используется в обеспечении его жизнедеятельности. У позвоночных животных и человека раз-

личают внешнее дыхание, обеспечивающее газообмен между легкими и атмосферой, обмен газов между легкими и кровью, транспорт газов кровью, обмен газов между кровью и тканями и тканевое, или клеточное, дыхание. Если в качестве окислителя органического вещества используется кислород, то процесс тканевого дыхания можно выразить формулой



Благодаря такому же аэробному дыханию получают энергию клубеньковые, почвенные и гнилостные бактерии. Однако немало видов бактерий осуществляют дыхание в бескислородной среде, используя в качестве окислителя органического вещества сульфат, нитрат или карбонат. Анаэробное дыхание, конечно, менее эффективно. Связано это с тем, что данные субстраты менее электрофильны, чем кислород, т.е. слабее присоединяют электроны. Схематично бескислородное дыхание, например нитратное, представляется таким образом:



При отсутствии внешнего окислителя происходит неполное окисление органического вещества, называемое *брожением* и сопровождающееся образованием спирта, масляной, уксусной кислот и пр. Так как брожение является первым этапом энергетического обмена, то оно называется *гликолизом*.

Д'Эрелль Феликс (1873–1949) – канадский ученый-микробиолог. С его именем связано открытие вирусов бактерий, которых он назвал бактериофагами. Мировое признание получил в 1917 г., обнаружив в испражнениях больных дизентерией ультрамикроскопический агент, лизирующий возбудителя болезни. Ученый предположил, что невидимый в световом микроскопе дизентерийный бактериофаг имеет корпускулярную форму и, накапливаясь в организме больных, способствует их выздоровлению. Для доказательства этого в 1920 г. во время эпидемии холеры в Индокитае он с целью профилактики заболевания использовал высококонцентрированные бульонные фильтраты холерного бактериофага. Профилактическое применение и лечение им больных холерой не оправдали надежд, так как не была учтена ставшая теперь известной тип- и штаммоспецифичность бактериофагов. Имя первооткрывателя бактериофагов с тех пор не забыто. Исследования, начатые Ф. Д'Эреллем уже в первые десятилетия завершились

открытием всех других вирусов, лизирующих бактерии, микоплазмы, грибы и синезеленые водоросли (*цианобактерии*), которые стали называть одним термином – *фаги*. Углубленное исследование взаимодействия фагов с соответствующим видом бактерий завершилось открытиями умеренных фагов, рекомбинаций генов у фагов и составлением на их основе генетических карт вирусов человека, животных, растений и насекомых.

Е

«**Ex Ovo Omnia**» – «Все из яйца» – девиз У. Гарвея (*английского анатома*), начертанный на фронтисписе эмбриологического трактата «О зарождении животных» (1651).

Ж

Жгутик – выступающая над поверхностью клетки нитевидная органелла, отходящая от базального тельца, вмонтированного в цитоплазму и оболочку про- и эукариот; участвует в движении.

Живое вещество – под живым веществом В.И. Вернадский подразумевал совокупность организмов и насквозь пронизанное ими, по его терминологии, «косное вещество» (*приземный слой почвы, воды и атмосферы*) с находящимися в нем биогенами (С, O₂, H₂, N₂, S, P) и минералами. Все вместе он называл «*биокосным телом*». В живом веществе, несмотря на то что в биосфере оно составляет всего лишь $2,5 \cdot 10^{18}$ г сухой массы против общей массы $3 \cdot 10^{24}$ г, Вернадский увидел самый мощный фактор геохимического и энергетического развития планеты.

Основным источником биогеохимической активности живого вещества является солнечная энергия, используемая в процессе фотосинтеза зелеными растениями и некоторыми микробами для создания органических веществ, обеспечивающих пищей и энергией весь живой мир. Из этого следует, что биосферу можно назвать *системой, осуществляющей улавливание, накопление и перенос энергии путем обмена веществ между элементами живого вещества*. Благодаря фотосинтетической деятельности организмов около 2 млрд лет тому назад началось накопление в атмосфере кислорода, затем сформировался ее современный газовый состав и озоновый экран, на планете образовались почва и органоминеральное топливо.

Трансформируя космическую энергию Солнца в земную геохимическую энергию, организмы, согласно Вернадскому, порождают *«великий планетный процесс миграции химических элементов в биосфере»*, точнее, их биогеохимические циклы, в которых они много раз проходят через живое вещество. Так, например, весь молекулярный кислород атмосферы оборачивается через живое вещество за 2 тыс. лет, диоксид углерода – за 200–300 лет, а вся вода биосферы – за 2 млн лет. Совокупная деятельность живого вещества непрерывно поддерживает относительный гомеостаз в биосфере, т.е. режим неорганической среды, необходимый для существования жизни. В ходе развития жизни неоднократно происходила смена одних групп организмов другими, но при этом всегда сохранялось постоянное соотношение форм, выполняющих те или иные геохимические функции.

Жизненная стратегия – особая форма и способ приспособления, обеспечивающие совместное обитание организмов в экологической нише определенного биоценоза. Л.Г. Раменский различал три типа носителей различной жизненной стратегии: 1) виоленты (*«львы»*) – сильные конкуренты, способные захватывать место и удерживать его благодаря активной жизнедеятельности и полноте использования среды; 2) пациенты (*«верблюды»*) – виды, способные довольствоваться незначительным количеством ресурсов, устойчивые к суровым условиям среды; 3) эксплеренты (*«шакалы»*) – слабые конкуренты, но временами способные взрывообразно повышать свое участие в ценозах.

Жизненный цикл (цикл развития) – совокупность всех фаз развития организма (*начиная обычно с зиготы*), пройдя которые, он достигает зрелости и способности дать начало новому поколению. У животных различают простой жизненный цикл (*прямой путь развития особи*) и сложный – с метаморфозом или с чередованием поколений. Для жизненного цикла многих низших растений и папоротников типична смена гаметофита и спорофита.

Жизнь – самовоспроизводящаяся биологическая система, запасующая солнечную энергию и поддерживающая гомеостаз биосферы благодаря тому, что осуществляет круговорот веществ и планетарную миграцию биогенов.

3

Завязь – нижняя расширенная часть плодолистика или гинецея, образованного несколькими сросшимися плодолистиками.

ками. Зрелая завязь иногда вместе с некоторыми другими срастающимися с ней частями цветка образует плод.

Загрязнение – вещество-агент, встречающийся в ненадлежащем месте, в ненадлежащее время и в ненадлежащем количестве, оказывающий вредное воздействие на человека, флору и фауну (*согласно определению экспертов ООН*). Среди таких веществ выделяют более 20 тыс. загрязняющих веществ и агентов, которые по источнику загрязнений относят к антропогенным или естественным (*извержение вулканов, лесные пожары, пыльные бури*), а по природе – к механическим, физическим (*тепловое, шумовое, радиационное, радиоволновое*), химическим и биологическим.

Заказники – территории с менее строгим режимом охраны флоры и фауны, чем заповедники.

Закон – необходимое, существенное, устойчивое, повторяющееся отношение между явлениями в природе и обществе. Понятие «закон» родственно понятию сущности. Выражает связь между предметами, составными элементами данного предмета, свойствами вещей, а также между свойствами внутри вещи. Существуют законы функционирования и законы развития.

Закон Баумена – слабые воздействия, не вызывающие ответной реакции, аккумулируясь, могут приводить к бурному непредсказуемому развитию динамического процесса. Сформулирован в 1971 г. американским ученым Х. Бауменом и теперь применяется в различных областях науки.

Закон единства организма и среды В.И. Вернадского – жизнь развивается в результате постоянного обмена веществом и информацией на базе потока энергии в совокупном единстве среды и населяющих ее организмов. Форма существования организма всегда соответствует условиям его жизни.

Закон максимизации энергии Одум – наилучшими шансами на самосохранение обладает система, которая в наибольшей степени способствует поступлению, выработке и эффективному использованию энергии и информации.

Закон минимума Ю. Либиха – выносливость организма определяется слабым звеном в цепи его экологических потребностей; все условия среды, необходимые для поддержания жизни, играют равную роль (*закон равнозначности всех условий жизни*), любой фактор может ограничивать возможность существования организма.

Закон пирамиды энергий (закон Линдемана) – увеличение длины трофической цепи влечет за собой уменьшение про-

дукции ее последнего звена, так как около 80–90 % переносимой энергии теряется в виде теплоты. Ввиду этого число звеньев, или трофических уровней, в ней обычно не превышает 4–5.

Закон системности Ю.А. Урманцева – закон целостности мира, гласящий, что все без исключения материальные и идеальные объекты – суть системы, и любые объекты в объективной или субъективной реальности непременно принадлежат или должны принадлежать хотя бы одной системе объектов того же рода.

Закон толерантности В. Шелфорда – ограничивающим фактором жизни организма может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости организма к этому фактору.

Закон Харди – Вайнберга (закон генетического равновесия в идеальной популяции) – частоты генов и генотипов, обнаруженные в исследуемой популяции, должны сохраняться неизменными в последующих поколениях, если данная популяция имеет все признаки идеальной, а именно: 1) бесконечно велика по численности; 2) характеризуется полной панмиксией (*абсолютно свободным генетическим обменом*); 3) на нее не оказывают влияния элементарные факторы эволюции (*мутационный процесс, популяционные волны, миграция, изоляция, дрейф генов, естественный отбор*). При отклонении от указанных условий будет иметь место нарушение генетического равновесия.

Данная математическая модель, получившая статус закона, явилась веским аргументом в опровержении концепции слитной наследственности. В начале XX в. в биологии существовало две альтернативные концепции наследственности – концепция слитной наследственности и концепция корпускулярной наследственности.

Согласно концепции *слитной наследственности*, совокупность всех признаков каждого из родителей передается в виде некоего целого потомку, у которого эти совокупности смешиваются и утрачивают свою индивидуальность. Наследственную субстанцию слитной наследственности представляли себе как материал непрерывный (*слитный*) и точно разделяющийся. В качестве ее символа использовали кровь. Тот факт, что потомок отличается как от одного, так и от другого родителя, приписывали «смешению кровей». Эта концепция имела широкое распространение, но впоследствии у нее обнаружилась слабая сторона. Было установлено, что в соответствии с кон-

цепцией слитной наследственности генетическая изменчивость утрачивается в результате гибридизации. Если, например, у одного из родителей вновь появившийся признак (*мутация*) равен 1, то в следующем поколении данный признак будет равен 1/2, а затем 1/4, 1/8, 1/16 и т.д. Чтобы как-то сгладить данное противоречие (*в природных популяциях, как известно, всегда наблюдается разнообразие*), сторонники концепции постулировали, что новая изменчивость вносится в популяцию со скоростью, эквивалентной скорости утраты изменчивости. Предполагалось, что механизмом, с помощью которого вносится изменчивость, служит наследование приобретенных в течение жизни признаков.

Корпускулярную концепцию, а точнее, теорию корпускулярной (дискретной) наследственности, сформулировал Г. Мендель в 1865 г. Согласно этой теории, родительские особи передают своим потомкам частицы, которые теперь называют *генами* и которые несут информацию, необходимую для воспроизведения родительских признаков. Теория, предложенная Г. Менделем, позволяет объяснить передачу отдельных признаков от родителей потомкам без утраты изменчивости. Математическое доказательство того, что менделевское наследование не сопровождается утратой изменчивости, впервые и независимо друг от друга предложили в 1908 г. английский математик Дж. Харди и немецкий генетик Г. Вайнберг. Они показали, что в отсутствие факторов, способных повысить или понизить изменчивость (*мутационный процесс, давление отбора* и др.), она будет оставаться на исходном уровне. Эта концепция вошла в историю науки под названием формулы (*закона*) Харди – Вайнберга.

Суть закона заключается в следующем: сумма частот (*т.е. повторяемость*) двух аллелей «*P*» и «*q*» одного гена в генофонде популяций является постоянной величиной ($P + q = 1$). Сумма генотипов аллелей данного гена также есть постоянная величина и выражается уравнением ($P^2 + 2Pq + q^2 = 1$). Формула Харди – Вайнберга позволяет вычислить частоту рецессивного и доминантного аллелей при диаллельном и полиаллельном состоянии гена. Из формулы следует, что *q* – частота рецессивного аллеля, например «*a*» есть корень квадратный из числа рецессивных гомозигот q^2 , *P* – частота доминантного аллеля «*A*» составит $P = 1 - q$ (*частоты аллелей и генотипов принято обозначать в долях единицы*). Формуле Харди – Вайнберга придают большое значение. Поскольку адаптивный

аллель имеет высокую частоту, статистический анализ распространённости отдельных аллелей и контролируемых ими признаков в популяциях позволяет определить адаптивную ценность конкретных генотипов.

Законы общей экологии Коммонера. I закон экологии: *«Все связано со всем»*, с одной стороны, указывает на тесную взаимосвязь всех элементов биосферы в целом и составляющих ее биоценозов в отдельности, а с другой – на стойкий баланс между ними, допускающий в отношении животного мира лишь незначительное колебание численности вокруг некоторого среднего уровня выравнивания.

II закон экологии: *«Все должно куда-то деваться»*, мало чем отличающийся от физического закона сохранения вещества и энергии, по своей сути является перефразировкой закона сохранения материи в философии. Предостерегает человека от наивного представления, что рукотворные загрязнения природы бесследно исчезают, призывает к разработке в индустрии и сельском хозяйстве безотходных технологий, организации сбалансированного ведения народного хозяйства и рационального использования природных ресурсов.

III закон экологии: *«Природа “знает” лучше»* находится в некотором противоречии с бэконовским тезисом «знание-сила» и представлением о всемогуществе современной науки, которая дает человеку право вторгаться в переустройство биосферы. Призывает к углубленному изучению механизмов функционирования природных систем и прогнозированию последствий строительства городов-мегаполисов, заводов-гигантов, прокладывания каналов и новых русел рек, осушения болот и т.п.

IV закон экологии: *«Ничто не дается даром»* призывает возмещать взятое у природы и оплачивать все изъятое от нее, прежде всего то, что расходуется на коммунальные услуги. Истинная цена четвертого закона экологии – здоровье людей! Плата за здоровье, в свою очередь, должна сочетаться с экономией и умеренным потреблением. Говоря словами Коммонера: *«Все извлеченное человеческим трудом из глобальной экосистемы (биосферы) должно быть возмещено. Платежа по этому векселю нельзя избежать: он может быть только отсрочен»*.

Законы эмпирические – законы, основанные на жизненном опыте (*чувственном восприятии*) и наблюдениях без научных экспериментальных доказательств.

Заповедники – естественные районы и области нетронутой природы, в которых законом запрещена любая хозяйствен-

ная деятельность человека, где охраняются редкие и исчезающие виды растений и животных и сохраняется природный генфонд планеты. Так, в Беловежской пуще удалось сохранить зубра; в Аскании-Нова – лошадь Пржевальского; в Березинском и Воронежском заповедниках – речного бобра; на острове Врангеля – белого медведя.

Зародыш, *син.* эмбрион (*греч.* embryo – в оболочках) – организм на ранних стадиях развития, начиная с зачатия и вплоть до рождения у живородящих или до вылупления из яйца у яйцекладущих. В медицине зародышем называют *эмбрион* в первые восемь недель внутриутробного развития, когда происходят основные изменения его строения (*морфогенез*), в оставшийся плодный, или фетальный, период его именуют *плодом*. Различают пять основных периодов развития зародышей животных и человека: зиготы (*оплодотворенная яйцеклетка*), дробления, гаструляции, обособления основных зачатков органов и тканей и гистогенеза.

Зародышевый мешок – центральная часть семязачатка цветковых растений, в которой развивается яйцеклетка и происходит двойное оплодотворение. По происхождению и функциям, зародышевый мешок – женский гаметофит. Типичный зародышевый мешок развивается из одной гаплоидной клетки (мegasпоры), которая, сильно разрастаясь, делится трижды и превращается в семиклеточное восьмиядерное тело с упорядоченным расположением клеток: одна центральная двудядерная и по три одноядерных у противоположных полюсов. У микропиллярного полюса дифференцируется яйцевой аппарат с одной крупной яйцеклеткой и двумя менее развитыми вспомогательными клетками-синергидами. У халазального полюса – три одинаковых антиподы. В дальнейшем полярные ядра центральной клетки сливаются, образуя диплоидное центральное (*вторичное*) ядро зародышевого мешка. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, а из центральной клетки с триплоидным ядром – эндосперм семени. Различают более 15 типов зародышевых мешков.

Здоровье – «*состояние полного физического, душевного и социального благополучия, а не только отсутствие болезней и физических дефектов*» (устав Всемирной организации здравоохранения). Здоровье населения служит наиболее ярким и всеобъемлющим показателем условий жизни. В 1948 г. во Всеобщей декларации прав человека, принятой ООН, было записано, что «*каждый человек имеет право на такой жизненный*

уровень, включая пищу, одежду, медицинский уход и социальное обслуживание, который необходим для поддержания здоровья и благосостояния его самого и его семьи...». Спустя 38 лет эксперты ВОЗ, собравшиеся в Канаде, приняли «Оттавскую хартию улучшения здоровья», в которой было подчеркнуто, что *«хорошее здоровье является главным ресурсом для социального и экономического развития как общества в целом, так и отдельной личности, и важнейшим критерием качества жизни»*.

Состояние здоровья устанавливают на основе субъективных ощущений человека в совокупности с данными клинического обследования, с учетом пола, возраста, социальных, климатических условий и состояния окружающей среды. Качество здоровья населения определяется по средней ожидаемой продолжительности жизни, стандартизированной и младенческой смертности, причинам смерти, заболеваемости, госпитализации, временной нетрудоспособности, инвалидности. По данным ВОЗ, здоровье современного человека на 50 % зависит от условий и образа жизни, на 20 – от состояния окружающей среды, на 20 – от состояния генотипа организма и всего лишь на 10 % – от уровня развития медицины.

Зигота (греч. *zygotos* – соединенный вместе) – диплоидная ($2n$) клетка, образующаяся при слиянии мужской и женской гамет.

Знания – освоенный личностью фрагмент теоретических обобщений, включающий информацию о фактах, явлениях, процессах, понятиях, гипотезах, теориях (*декларативные знания*) и способах практической деятельности, которые позволяют человеку решать конкретные задачи и принимать решения (*процедурные знания*). Последние, в свою очередь, могут быть инструктивными (*умение составлять отчеты, доклады, рецепты, инструкции* и т.д.) и ситуационными (*умение действовать в конкретных обстоятельствах*).

Збли – коллоидные системы с частицами дисперсной фазы (мицеллами), свободно и независимо друг от друга перемещающиеся в процессе броуновского движения.

Зонд генетический – короткий отрезок ДНК или РНК определенной структуры, нередко служащий затравкой, меченный каким-либо радиоизотопом или флуоресцирующим веществом.

Зонтик – соцветие, все цветоножки которого выходят из одной точки на верхушке генеративного побега.

Зооспо́ра – подвижная спора, встречающаяся у водорослей, оомицетов и хитридиомицетов.

Зооспора́нгий – спорангий, содержащий зооспоры.

И

Ива́новский Дми́трий Ио́сифович (1864–1920) – российский ученый, основоположник вирусологии. Уже во время обучения в Петербургском университете начал изучать этиологию мозаичной болезни табака (*МБТ*), проявляющейся пятнистостью листьев из-за неравномерного отложения в них хлорофилла. Вирусную природу МБТ он установил, показав, что сок пораженных листьев, профильтрованный через фарфоровые свечи Шамберлана, которые не пропускают бактерии и грибы, заражал здоровые листья табака так, как и непрофильтрованный исходный сок. Мельчайший агент фильтрата листьев МБТ, вызывавший мозаику на здоровых листьях табака, Д.И. Ивановским был назван фильтрующимся. В клетках листьев МБТ ученый с помощью светового микроскопа сумел увидеть кристаллы, представляющие собой скопления вирусов. Результаты своих исследований ученый представил Российской академии наук 14 февраля 1892 г., и этот день в мировой науке считается датой рождения вирусологии. В 1935 г. выдающийся американский ученый-биохимик, первый лауреат Нобелевской премии по вирусологии У. Стенли, получив в чистом виде кристаллы вируса МБТ, отметил: *«В науке о вирусах имя Ивановского следует рассматривать почти в таком же свете, как имена Пастера и Коха в бактериологии»*.

Идиоада́птация (*греч.* *idios* – своеобразный, особый, *лат.* *adaptatio* – приспособление) – приспособления организмов к определенному образу жизни в конкретных условиях внешней среды. Примером могут быть разные типы клювов у птиц в связи с употреблением ими различной пищи и способов ее добывания.

Идиогра́мма (*греч.* *idios* – своеобразный, *грамма* – черта, запись) – схематическое изображение хромосомного набора, показывающее относительный размер хромосом и положение центромер, спутников и вторичных перетяжек (*см.* Кариотип).

Иерархическая система (*греч.* *hieros* – священный, *arche* – власть) – система, в которой части или элементы расположены в порядке от высшего к низшему или наоборот. Положение части или элемента в ряду системы называют *иерархическим рангом* (*уровнем*).

...**Изм** (*греч.* *ismus*) – окончание, означающее «болезненное состояние; теория».

Измѣнчивость – свойство организмов изменять свою морфофизиологическую организацию, обуславливающее разнообразие индивидов, популяций, рас и т.д. Изменчивости подвержены любые особенности организма, будь то морфологические, физиологические или биохимические признаки. В основе изменчивости лежит либо изменение реакции генотипа на факторы среды, либо изменение самого генотипа в результате мутаций генов и (*или*) хромосом или рекомбинаций. В связи с этим общую (*фенотипическую*) изменчивость подразделяют на наследственную и ненаследственную.

Изо... (*греч.* *isos* – равный) – часть сложных слов, означающая «равный»; близкая по смыслу к «гомо-», «гомео-».

Изога́мия – тип полового размножения, при котором гаметы или гаметангии сходны по размеру. Встречается у некоторых водорослей и грибов.

Изоля́т – небольшая популяция людей (100–1000 человек) с высоким уровнем брачной замкнутости на протяжении не менее 5–10 поколений. Основным критерием для отнесения популяции в категорию изолята является коэффициент инбридинга (*степень родства*). По происхождению изоляты условно разделяют на три группы: реликтовые, оставшиеся со времен неолита, когда все человечество было раздроблено на изолированные семьи-племена; изоляты, возникшие в период от античности до раннего Средневековья; изоляты, образовавшиеся в изолированных от всего мира африканских племенах, горных кавказских аулах, религиозных антисоциальных кастах и сектах. В изолятах протекает такой дрейф генов, который приводит к снижению частоты встречаемости одного из аллелей гена (*подчас к полной его утрате*) и увеличению частоты встречаемости другого аллеля этого же локуса. В результате дрейфа генов каждый изолят характеризуется своими генными частотами, в ряде случаев резко отличаюсь от соседних изолятов, связанных с ним общностью происхождения. Большая частота кровнородственных браков, характерная для изолятов, увеличивает частоту двух рецессивных аллелей в зиготе, что приводит к возрастанию уровня наследственных болезней.

Изомѣры (*греч.* *isos* – равный, *meros* – часть) – вещества, имеющие одинаковый атомный состав, но различающиеся по структуре, например глюкоза и фруктоза.

Изомóрфный (греч. *isos* – равный, *morphe* – форма) – идентичный по форме.

Изотонический (физиологический) раствор – раствор, имеющий одинаковое с кровью осмотическое давление.

Изотранспланта́т – органы и ткани одинаковых по генотипу однояйцевых близнецов, развивающихся из одной оплодотворенной яйцеклетки или инбредных животных, полученных при скрещивании близкородственных особей животных.

Иммунитéт (лат. *immunitas* – невосприимчивость) – способность организма человека обеспечивать целостность и биологическую индивидуальность; создавать невосприимчивость к чужеродным эндогенным и экзогенным веществам, агентам инфекционной и неинфекционной природы; реагировать на вредные воздействия биологических и физических агентов, нарушающих гомеостаз, и нормализовать его.

Импринтинг геномный (хромосомный) – эпигенетический процесс, дифференциально «маркирующий» локусы хромосом одного из родителей, что приводит к выключению в них экспрессии генов. В участках генома, подверженных импринтингу, обнаруживается не биаллельная, а моноаллельная экспрессия генов, т.е., если импринтирован материнский ген, экспрессируется только отцовский, и наоборот.

Импринтный ген (англ. *imprint* – оставлять след) – термин применяют по отношению к генам, когда преимущественно экспрессируется аллель, полученный от отца или матери.

Иммунного ответа гены – гены комплекса гистосовместимости человека региона HLA – D в шестой хромосоме, контролирующие иммунный ответ к антигену.

Ин... (лат. *in* – в) – приставка, выражающая: 1) отрицание основного понятия; 2) соответствующая русским *в, внутри*.

Инбри́динг – скрещивание близкородственных растений или животных. У растений инбридинг происходит обычно в результате неоднократного самоопыления.

Инвази́вность (лат. *invasio* – нападение) – способность патогенных бактерий, грибов, простейших и вирусов внедряться и распространяться в организме животного или человека.

Инва́зии (лат. *invasio* – нападение, вторжение) – болезни, вызванные простейшими, гельминтами, членистоногими, которые после выздоровления организма во многих случаях остаются в нем на длительное время, не причиняя явного вреда. В зависимости от таксономического положения возбудителя болезни различают протозоозы, гельминтозы, арахноэнто-

мозы, вызванные соответственно простейшими, паразитическими червями и членистоногими. Известны два основных пути проникновения паразитов в организм человека: пероральный (*через рот*) и перкутантный (*через кожу*).

Пероральным путем в организм проникают дизентерийная амеба, лямблии, балантидии и многие гельминты. При этом они вносятся в рот загрязненными руками, с зараженными овощами, молочными и мясными продуктами, рыбой, крабами.

Перкутантным путем проникают плазмодии малярии, трипаносомы, филярии и ряд гельминтов.

Инверсия (лат. *inverto* – переворачиваю, изменяю) – тип хромосомной мутации, при которой последовательность генов в участке хромосом изменена на обратную; тип генной мутации, при которой в определенном участке ДНК-последовательность оснований заменена на обратную.

In vitro (лат. «в стекле») – термин имеет отношение к экспериментам, проводимым с использованием бесклеточных систем и культивированием выделенных из организма клеток и тканей.

In vivo (лат. «в живом») – термин относится к экспериментам в условиях ненарушенной целостности многоклеточного организма или клетки (*бактерии*).

Инволюция (лат. *involutio* – свертывание) – 1) редукция или утрата отдельных органов, упрощение их строения и функции в процессе эволюции; 2) «обратное» развитие органов, тканей, клеток, например инволюция матки после родов; 3) атрофия, или возрастная инволюция, органов, что отмечается в зобной железе, яичниках и молочных железах. При старческой инволюции-атрофии как физиологическом явлении отмечается, например, истончение и потеря эластичности кожи, утрата губчатого и компактного вещества костей, уменьшение размеров внутренних органов.

Ингибиторы (лат. *inhibere* – удерживаю) – вещества различной химической природы, подавляющие каталитическую активность ферментов (ферментных систем). В более широком смысле слова – вещества, тормозящие биологические процессы.

Индивидуум (лат. *individuum* – особь) – организм; личность.

Индуктивный вывод – вывод, сделанный на основе собранных фактов, однако не дающий возможности сделать окончательное заключение. Врачебная диагностика, по существу, представляет собой индуктивный вывод, поскольку в большинстве случаев врач не располагает достаточной инфор-

мацией для абсолютной убежденности в правильности поставленного диагноза.

Индуктивный метод познания – логическое умозаключение от частных, единичных случаев к общему выводу, от отдельных фактов к обобщениям. Индуктивный метод считается вероятностным. Достоверность достигается только при «полной индукции», когда проверены все варианты, чего достичь обычно не удастся. Поэтому при исследовании стремятся увеличить количество обследованных объектов. Чем больше их число, тем надежнее результат. В таких случаях используют математическую статистику, с помощью которой вычисляют доверительную вероятность (*достоверность*) полученного результата.

Индуктор – небольшая молекула, включающая транскрипцию гена вследствие связывания белка-репрессора.

Индукция в эмбриологии (*лат. inductio* – побуждение) – взаимодействие между составными тканями развивающегося организма, в процессе которого одна из них – индуктор, приходя в контакт с другой (*реагирующей тканью*), определяет направление ее развития. Например, для развития нервной пластинки необходим контакт эктодермы с хордомезодермой.

Инвариантность (*лат. invariants* – неизменяющийся) – неизменность какой-либо величины при изменении физических условий.

Иновация – нововведение; обновление и создание новых технологий.

In situ (*лат. на месте*) – в месте нахождения.

Инстинкт (*лат. instinctus* – побуждение) – совокупность наследственно обусловленных актов поведения, характерных для особей отдельного вида.

Инта́ктный – нетронутый, неповрежденный, находящийся в обычном нормальном состоянии.

Интегра́ция (*лат. integratio* – восстановление, восполнение) – объединение в целое, например отдельных частей в одну систему. При интеграции, в отличие от объединения, возникают новые свойства. Интеграция в живых системах осуществляется на разных уровнях их организации – молекулярном, клеточном, организменном, а также в различных биологических системах надорганизменного уровня – популяциях, видах, биоценозах.

Интелле́кт (*лат. intellectus* – ум, разум, рассудок) – мыслительные способности человека.

Интер... (*лат.* inter – между) – часть сложных слов, означающая «между», «в середине».

Интерфаза (*лат.* inter – между, *греч.* phasis – появление) – часть клеточного цикла между двумя последовательными митозами, а в высокодифференцированных, например нервных клетках (неделящихся, покоящихся), – период от последнего митоза до гибели клетки. Период интерфазы, в течение которого клетка выполняет свои специфические функции, называется *G₀-периодом* («джи нуль»). Если в данный период на клетку подействует ростовой фактор, то она начнет готовиться к синтезу ДНК. Такой период называли *пресинтетическим периодом* (*G₁*). В течение этого периода клетка растет, в ней синтезируются все типы РНК, АТФ, различные белки, происходит накопление продуктов, необходимых для удвоения хромосом, увеличивается ядрышко, возрастает количество рибосом и митохондрий. В следующем – *синтетическом* (*S*) – периоде происходит репликация (*удвоение*) молекул ДНК и синтез белковых молекул, называемых *гистонами*, с которыми связывается каждая молекула ДНК. В данный период каждая хромосома клетки, оставаясь в деконденсированном (*сильно растянутом*) состоянии, представляет собой структуру из двух хроматид (*сестринских хромосом*), объединенных центромерой. В области центромеры находится участок молекулы ДНК, который удваивается в анафазе митоза. Каждая хроматида содержит по идентичной копии одной молекулы ДНК и, следовательно, идентичные наборы сцепленных генов. В процессе репликации ДНК принимает участие целая группа ферментов, из которых у эукариот важнейшие две – ДНК-полимеразы α и δ . Удвоение ДНК происходит с удивительной точностью (*одна ошибка на 1 млрд нуклеотидов*), чему способствует двухцепочечное строение молекулы. Продолжительность синтеза ДНК (*S-периода*) в разных клетках млекопитающих варьирует от 6 до 12 ч. В результате удвоения ДНК в каждой из хромосом оказывается вдвое больше ДНК, чем было до начала S-периода, а число хромосом не изменяется, так как сестринские хромосомы еще объединены в области центромеры. Следовательно, до завершения репликации набор ДНК был $2n2c$, после завершения репликации хромосомный набор клетки становится $2n4c$ (n – *одинарный набор хромосом*, c – *количество ДНК, равное у человека $7,3 \times 10^{-12}$ г*). После завершения синтеза ДНК клетка, как правило, не сразу начинает делиться (*исключение составляют дробящиеся клетки зародыша*).

Время от окончания синтеза ДНК и до начала митоза называется G_2 -*периодом*. В этот период завершается подготовка клетки к делению ядра. Осуществляются интенсивные процессы биосинтеза, деления митохондрий, увеличения ферментов и энергетических запасов, репликации центриолей и образования веретена деления. После G_2 -периода наступает митоз.

Интерфероны (лат. interfere – препятствую) – вещества, ингибирующие вирусы и другие микроорганизмы, активирующие и координирующие взаимодействие иммунокомпетентных клеток. По структуре они являются гликопротеинами, а по эффекту действия – медиаторами. Вырабатываются при иммунном ответе, развитии воспаления и кроветворении. Различают три группы ИФН – α , β , γ . В норме α -ИФН продуцируется мононуклеарными фагоцитами, β – фибробластами, а γ – Т-лимфоцитами. Обладают потенцирующим и аддитивным действием, однако могут оказывать и противоположный эффект. Быстро синтезируясь (в течение 1–4–24 ч), они в короткие сроки расходуются или выводятся из кровотока через почки. При угасании иммунной реакции синтез ИФН прекращается. Сродство к ним определяется наличием на мембранах клеток специфических рецепторов.

Интрон – сегмент гена, не содержащий информации о структуре белкового продукта гена; вырезается в процессе сплайсинга при образовании мРНК из первичного РНК-транскрипта.

Информация (лат. informatio – разъяснение, изложение) – сведения, передаваемые людьми устным, письменным или другими способами; общенаучное понятие, включающее обмен сведениями (между людьми), сигналами (в животном и растительном мире), признаками (от клетки к клетке, от организма к организму). В отличие от вещества и энергии, которые не возникают и не исчезают, количество информации по мере развития Вселенной и Земли возрастает.

Ион – атом или молекула, утратившие или получившие дополнительно один или несколько электронов и ставшие, соответственно, положительно или отрицательно заряженными.

Ионная связь (солевой мостик) – связь двух атомов с разноименными зарядами, образующаяся при сильном их сближении (0,3 нм), например группы COO^- боковой цепи остатка глутаминовой кислоты и группы NH_3^+ боковой цепи остатка лизина в белковой молекуле.

Ионные каналы – трансмембранный белок плазмолеммы или органоидов, имеющий липопротеидную природу, обеспе-

чивающий избирательное прохождение определенных ионов (рис. 7). Наиболее распространены Na^+ , K^+ , Ca^{2+} ионные каналы. Активный транспорт ионов, в отличие от пассивного, про-

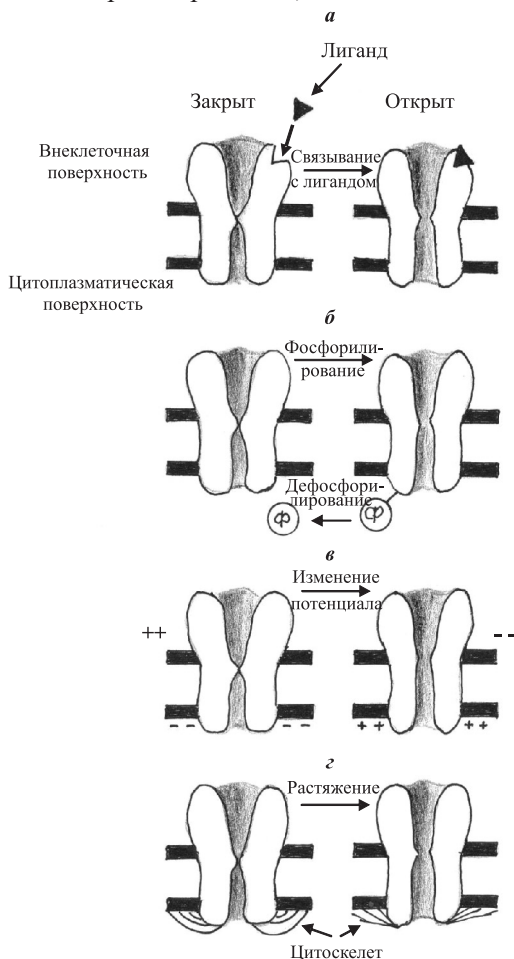


Рис. 7. Схематическое изображение управляемых ионных каналов. Выделяют четыре типа ионных каналов в зависимости от стимула, регулирующего их открытие и закрытие:

а – кальциевые каналы относятся к каналам, управляемым лигандом. Ионный канал открывается благодаря энергии связывания с лигандом; б – в каналах, управляемых фосфорилированием, открытие происходит благодаря присоединению к ним высокоэнергетического фосфата; в – каналы, управляемые электрически, открываются при изменении мембранного электрического потенциала; г – управляемые механически каналы открываются в ответ на растяжение или давление на мембрану клетки и цитоскелет

исходит с затратой энергии и осуществляется так называемыми ионными насосами.

Ионные насосы (Помпы) – встроенные в биологические мембраны молекулярные структуры, обеспечивающие активный транспорт ионов в сторону более высокого электрохимического потенциала за счет энергии гидролиза АТФ или энергии, высвобождающейся в ходе переноса электронов по дыхательной электрон-транспортной цепи.

Истина – адекватное отражение объекта познающим субъектом, воспроизведение его таким, каким он существует сам по себе, вне и независимо от человека и его сознания. Соответствие знания действительности. Вопрос о критериях истины исследуется теорией познания. Истина относительна, поскольку мышление отражает объект не полностью, а в известных пределах, условиях, отношениях, которые постоянно изменяются и развиваются. В каждой относительной истине, поскольку она объективна, содержится «частичка» абсолютного знания. Абсолютная истина есть такое знание, которое полностью исчерпывает предмет и не может быть опровергнуто при дальнейшем развитии познания. Истина – внутренне противоречивый процесс, связанный с постоянным преодолением заблуждений. Наука – не склад готовых и исчерпывающих истин, а процесс их достижения, движение от знания ограниченного, приблизительного, ко все более всеобщему, глубокому, точному.

В современной логике и методологии науки классическая трактовка истины как соответствия знания действительности дополняется понятием *правдоподобности* – степени истинности и соответственно ложности гипотез и теорий. «Истина – дочь времени, а не авторитета» (Ф. Бэкон).

Исторический метод – анализ истории определенных организмов, систем, физиологических процессов.

Й

Йёрне Кай Нильс (1911) – английский иммунолог, выдвинувший в 1955 г. оригинальную теорию антителиобразования и разработавший теорию «сетей». В теории антителиобразования он допускал наличие в организме многочисленных антителиобразующих клеток, спонтанно вырабатывающих огромный набор антител (*иммуноглобулинов*) ко всевозможным антигенам. Антителиобразование к каждому из них объяснялось тем, что формирование комплекса антители–антиген в крови

побуждает выработку только тех иммуноглобулинов, которые входят в комплекс. Связав антигены и постепенно разрушив их, антитела нормализуют нарушенный гомеостаз. Вместе с тем, по теории «сетей» Йерне (1974), они осуществляют регуляцию иммунитета в сложных сетевых взаимодействиях между различными иммунными лимфоцитами. В соответствии с этой теорией, каждый антигенсвязывающий фрагмент антитела является слепком антигена, который распознается специфическими лимфоцитами, имеющими к нему специфические рецепторы. Следовательно, лимфоциты должны также распознавать «их слепки», т.е. антигенсвязывающие центры антител. За разработку оригинальной теории К. Йерне в 1984 г. совместно с Г. Келером и С. Мильштейном был удостоен Нобелевской премии.

Йод – микроэлемент, ежедневное употребление которого с пищей и водой в количестве 1 мкг на 1 кг массы тела обеспечивает нормальное развитие человека. Богатыми природными источниками йода являются овощи и фрукты (*особенно грецкие орехи*), морская капуста, морская рыба и другие морепродукты. Нехватка йода, входящего в состав гормонов щитовидной железы, приводит к развитию йододефицитных состояний, на фоне которых нарушается сердечно-сосудистая, кроветворная, костно-мышечная, мочевыделительная, репродуктивная системы и органы дыхания. Особенно значительные изменения при йододефиците происходят в нервной системе. При этом отмечается раздражительность, ухудшение памяти и внимания, сонливость, вялость, приступы необъяснимой тоски.

К

Калóрия – количество теплоты, необходимой для повышения температуры 1 г воды на 1 °С.

Кальвина цикл – цепь ферментативных реакций, в ходе которых диоксид углерода, взаимодействуя с рибулозо-1,5-бисфосфатом, образует углеродное соединение, быстро распадающееся на две молекулы 3-углеродных сахаров (*3-фосфоглицеральдегидов*), из которых синтезируются все необходимые растению вещества. Кальвина цикл происходит в темновую фазу фотосинтеза.

Ка́мбий (*лат. cambium* – обмен, смена) – слой клеток образовательной ткани, за счет которого происходит утолщение стеблей и корней голосеменных и двудольных растений. Пуч-

ковый камбий отделяет кнутри от себя клетки, превращающиеся в элементы древесины, а наружу – клетки, преобразующиеся в элементы луба.

Канцерогенные вещества (лат. cancer – рак) – химические вещества, воздействие которых на организм при определенных условиях вызывает рак и другие опухоли. Наиболее известным канцерогеном является бенз(а)пирен – вещество из группы полициклических ароматических углеводородов. Бенз(а)пирен поступает в атмосферу с промышленными газобразными выбросами и выхлопными газами транспорта, содержится также в сигаретном дыме, обжаренных на открытом огне продуктах. В хлебе, бисквитах, особенно в жареном картофеле и чипсах в очень высокой концентрации содержится еще один канцероген – акриламид.

Ка́псула – слизистый слой, окружающий клетки некоторых бактерий.

Кариогамия (греч. karyon – ядро, gamos – брак) – объединение ядер вслед за плазмогамией.

Кариотип (греч. karyon – ядро, thypos – форма, отпечаток) – полный набор хромосом, свойственный соматическим клеткам конкретного вида организмов, основной критерий их систематики. Кариотип определяют при микроскопическом исследовании путем подсчета общего количества хромосом клетки, их формы и размеров в про- и метафазе митотического деления.

Каротин (лат. carota – морковь) – красный, желтый или оранжевый пигмент из группы каротиноидов. Ими богаты корнеплоды моркови, плоды шиповника, ягоды смородины, томаты. В организме человека и животных служит источником для синтеза витамина А.

Каротинбиды – класс жирорастворимых пигментов, включающий желтые, красные или оранжевые каротины и желтые ксантофиллы; содержатся в хлоропластах и хромопластах растений, выполняют функции вспомогательных пигментов при фотосинтезе.

Карпéль (греч. karpos – плод) – элементы гинецея, или внутренней мутовки цветка. Содержит один или более семязачатков. Карпель или несколько карпелей образуют пестик.

Катаболизм (греч. katabole – бросающий вниз) – совокупность химических реакций, приводящих к распаду сложных соединений с высвобождением энергии.

Ката́лиз (греч. katalisis – разрушение) – химическая реакция взаимодействия реагентов в присутствии особых веществ – ката-

лизаторов, ускоряющих ее. При этом катализаторы в реакции не расходуются, так как не входят в состав образующихся продуктов.

Каталитический центр – участок фермента, где происходит превращение субстрата в продукт. У простых ферментов он образован боковыми радикалами нескольких аминокислот, а у сложных – аминокислотными остатками и кофактором, или коферментом.

Катастро́фа (*греч.* katastrophe – переворот) – внезапное бедствие, влекущее за собой тяжелые последствия.

Кате́го́рии (*греч.* kategoria – определение, суждение) – наиболее общее и значимое понятие, выражающее основополагающий признак или сущность бытия.

Катио́н (*греч.* katiēnai – идти вниз) – положительно заряженный ион.

Ка́чество – философская категория, выражающая существенную определенность объекта.

Квант – количество, масса, квант света – фотон.

кДНК, или комплементарная ДНК – двухцепочечная копия мРНК, в отличие от геномной не содержащая интронов. Ее клоны используются для выработки инсулина, гормона роста, интерферона и других биологически активных веществ в биотехнологии. Геномную ДНК эукариот для этих целей не используют, поскольку в бактериях сплайсинг невозможен.

Ке́ннон Уолте́р Брэ́дфорд (1871–1945) – американский физиолог, профессор (1906), член Национальной АН США (1916), президент Американского физиологического общества (1914–1916), почетный член нескольких европейских академий. Окончил Гарвардский университет (1896). Опубликовал более 100 научных работ, в том числе 9 монографий, посвященных нейрогуморальной регуляции функций организма, роли ЦНС и гормонов в формировании эмоций и поддержании гомеостаза. Выделил и исследовал физиологические свойства адреналина и норадреналина – естественных химических передатчиков нервного возбуждения. Создатель учения о гомеостазе как относительном и динамическом постоянстве состава и свойств внутренней среды организма. Одним из первых ввел в физиологию понятие саморегуляции. Установил, что при эмоциональных состояниях возрастает секреция в кровь адреналина, который является гормоном физиологической адаптации.

Киберне́тика (*греч.* kybernetike – искусство управлять) – наука об управлении и переработке информации в разного рода системах (*биологических, экономических, технических и т.д.*).

Киназа – фермент, катализирующий с помощью АТФ фосфорилирование молекулы-акцептора.

Кинины – биологически активные вещества (*пептиды*) животных и человека, образующиеся в тканях и плазме крови, повышающие проницаемость капилляров, снижающие артериальное давление, расслабляющие мышцы, участвующие в регуляции деятельности желез внутренней секреции и др.

Класс – таксономическая категория, включающая один или несколько порядков у растений, отрядов у животных.

Классификация (*лат. classis* – разряд, *facere* – делать) – распределение организмов (или любых других объектов) по классам (*группам*). Всех членов данного класса объединяет наличие у них общих признаков или родственные связи.

Кла́стер (*англ. cluster* – гроздь, скопление) – группа гистоновых (H1, H2A, H2B, H3, H4), глобиновых (γ^G , γ^A , δ и β) и других генов, детерминирующих соответствующие продукты.

Клётка – элементарная живая система, состоящая из ядерного аппарата и цитоплазмы, обладающая способностью к обмену с окружающей средой. Различают два типа клеток – прокариоты и эукариоты.

Прокариоты – клетки, не имеющие отграниченного ядра (*предшественники ядерных*), внутриклеточных систем элементарных мембран и митохондрий; некоторые клетки лишены также клеточной стенки. Размножаются амитотически: простым поперечным делением или почкованием.

Эукариоты имеют поверхностную мембрану и внутриклеточную систему элементарных мембран, составляющих эндоплазматический ретикулум и комплекс Гольджи. В цитоплазме эукариотов содержатся оформленное ядро (*ядра*), митохондрии, рибосомы и ряд других органелл (рис. 8). Клеточная стенка эукариот имеет разное строение и степень выраженности, которые нередко зависят от стадии или фазы развития. Размножаются простые эукариоты половым и бесполом путем. В эукариотной клетке многоклеточных организмов выделяют четыре подсистемы: пограничную, представленную внешней клеточной мембраной, или плазмолеммой; гомеостатическую (*ядро и комплекс органелл*); скелетно-двигательную (*цитоскелет и сократительный аппарат*) и рецепторно-транспортную, включающую рецепторы и ионные каналы. В многоклеточном организме клетки соединяются друг с другом посредством промежуточных филаментов, называемых десмосомами, особых пальцевидных выростов и других контактов.

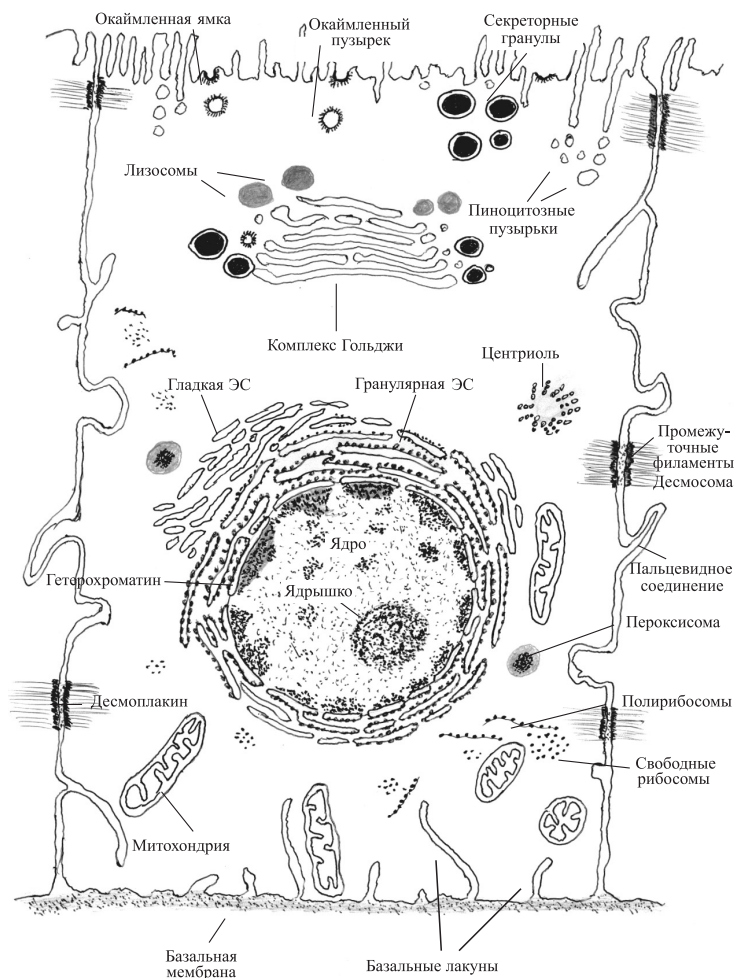


Рис. 8. Структурные компоненты клетки животного происхождения

Клетка-мишень – клетка, несущая рецептор, способный связывать гормон, цитокин, другие модуляторы. После связывания гормоном рецепторы передают информацию клеточным структурам и запускают цепь биохимических реакций, определяющих ответ на его действие.

Клеточная инженерия – конструирование клеток нового типа путем реконструкции их генотипа, введения в ядра от-

дельных фрагментов ДНК других клеток или объединения двух клеток разных видов с образованием гибридов, несущих генетический материал родительских клеток, и пр.

Клеточная мембрана – то же, что плазматическая мембрана.

Клеточная оболочка – наружный покров клеток растений, протистов и бактерий.

Клеточная теория – крупнейшее обобщение, утверждающее единство принципа строения и развития организмов. Согласно клеточной теории Т. Шванна и М. Шлейдена, в труде «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений» (1839), вызвавшем переворот в биологии, утверждалось, что основной структурно-функциональной единицей всех организмов является клетка.

Клеточный сок – жидкое содержимое вакуолей.

Клеточный цикл – совокупность внутриклеточных процессов, происходящих в интервале между окончанием деления родительской клетки и завершением деления ее дочерней клетки. У животных клеток клеточный цикл составляет примерно 10–24 ч. За это время клетка проходит четыре периода (*фазы*) жизненного цикла: G_1 – период начального роста; S – период удвоения молекул ДНК; G_2 – период роста и M – период митотического деления клетки, или митоз. Стадии G_1 , S , G_2 вместе взятые составляют интерфазу (рис. 9). M -период длится обычно 30–60 мин и завершается разделением ядра и цитоплазмы. Во время M -периода наблюдаются следующие процессы, которым соответствуют фазы митоза (рис. 10):

- компактизация хромосом (*профаза*);
- формирование веретена и выравнивание хромосом в плоскости экватора клетки (*прометафаза* и *метафаза*);
- расхождение сестринских хроматид к полюсам клетки (*анафаза*);
- образование дочерних ядер и борозды деления (*телофаза*);
- окончательное разделение одной клетки на две дочерние (*цитокинез*).

Фаза G_1 (*читается как «джи один»*) – интервал между окончанием M -периода и началом репликации ДНК. В этот период происходит рост клетки до размеров материнской. Содержание ДНК в клетке $2n$. Для большинства клеток млекопитающих фаза G_1 продолжается около 12 ч.

Синтетический период (*S-период*) – период подготовки клетки к митозу, во время которого происходит репликация

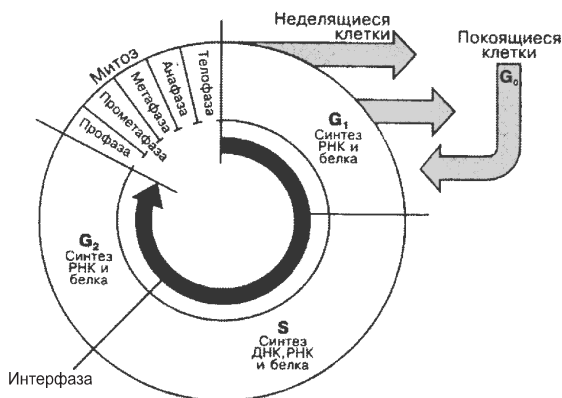


Рис. 9. Схема клеточного цикла

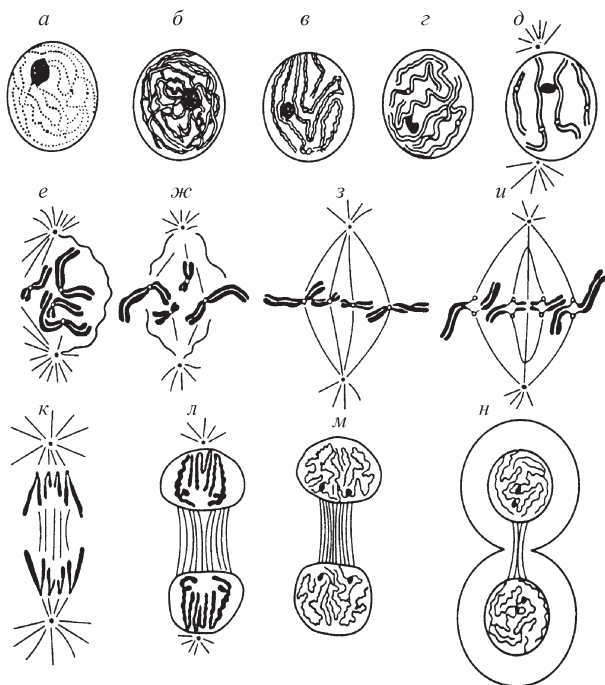


Рис. 10. Схема митотического деления клетки:

а – интерфаза; *б, в, г, д* – различные стадии профазы; *е, ж* – прометафаза; *з, и* – метафаза; *к* – анафаза; *л, м* – телофаза; *н* – разделение цитоплазмы (цитокинез) и образование двух дочерних клеток

(удвоение) ДНК. К концу этого периода содержание ДНК в клетке становится $4n$.

Период G_2 – период подготовки клетки к митозу, в течение которого осуществляется контроль полноты репликации ДНК, включается синтез АТФ, ферментов, белков, микротрубочек и ряда других веществ, необходимых для прохождения митоза. У быстро делящихся клеток клеточный цикл поступателен. Например, клетки костного мозга или слизистой желудочно-кишечного тракта почти непрерывно делятся, не задерживаясь в G_1 -периоде. Однако большинство клеток млекопитающих находится в особом периоде клеточного цикла, называемом G_0 -периодом. Данный период представляет собой удлинённый период G_1 . Это означает, что гены, кодирующие белки, необходимые для деления клетки, находятся в «выключенном» состоянии. В это время клетка синтезирует специализированные белки для осуществления дифференцировки. Клетки большинства тканей организма могут возвращаться в цикл деления при стимуляции митогенами (*например, ростовыми факторами*), но обычно в каждой ткани в данное время делится только небольшое количество клеток. Все высокодифференцированные клетки (*нейроны, кардиомиоциты*) постоянно находятся в фазе G_0 , значит цикл деления в них приостановлен и не возобновляется. Поэтому все клетки взрослого организма (*кроме сперматоцитов и ооцитов*) в настоящее время подразделяют на три типа: митотические, условно-митотические и постмитотические. Митотические клетки – это постоянно делящиеся клетки (*сперматогонии, гемопоэтические*); условно-митотические – неделящиеся клетки, но сохранившие способность к делению при воздействии определенных стимулов (*клетки печени, стволовые клетки костей и скелетных мышц, фибробласты*), постмитотические клетки – клетки, утратившие способность к делению (*нервные клетки, кардиомиоциты, ороговевающие клетки эпидермиса*).

Жизненный путь делящихся клеток в многоклеточном организме под влиянием различных факторов (*действия гормонов, гистогормонов, поражения вирусом, изменения генетической программы, влияния мутагенов и других внешних и внутренних факторов*) может:

- пойти в направлении специализации (*дифференцировки*);
- вступить в процесс трансдифференцировки (*например, клетки Ито синусоидов печени могут превращаться в фибробласты при гепатите С*);

- подвергнуться бласттрансформации, т.е. превратиться в опухолевую клетку;
- встать на путь самоуничтожения (*апоптоза*), что часто наблюдается в норме (*гибель клеток эпидермиса*) или при патологии (*поражение клетки вирусом*).

Клон (греч. klon – ветвь, отпрыск) – генетически однородная культура клеток (микробов), происходящая из одной родоначальной клетки; молекулы (антитела), продуцируемые гибридомами; группа организмов определенной популяции или субпопуляции и пр.

Клонирование – получение множества копий. Объектом клонирования могут быть организмы, отдельные клетки и гены. В основе клонирования лежит фундаментальное свойство нуклеиновых кислот – способность к репликации. В результате клонирования появляются популяции клеток или организмов с одинаковым набором генов (генотипом).

Применение методов клонирования человека сопряжено с нравственными проблемами. В 1997 г. ЮНЕСКО приняла Всеобщую декларацию о геноме человека и его правах, запрещающую клонирование человека и предписывающую строгий контроль государства над всеми экспериментами в этом направлении.

В генетической инженерии клонирование – получение множества копий, рекомбинативных (гибридных) молекул ДНК.

Клубень – расширенный короткий мясистый подземный стебель, например у картофеля.

Клубеньки – утолщения на корнях бобовых и некоторых других растений, населенные симбиотическими азотфиксирующими бактериями.

Клубнелуковица – утолщенный, вертикально расположенный подземный стебель, содержащий запасные питательные вещества, главным образом крахмал.

Коацерваты (лат. coacervatus – собранный) – в коллоидном растворе капельки или слои с большей концентрацией коллоида, чем окружающий раствор.

Ковалёвский Александр Онуфриевич (1840–1901) – российский биолог-натуралист, основоположник сравнительной эмбриологии и сравнительной физиологии. Академик Российской академии наук (1890). Зоологией увлекся с 1862 г. и уже в 1865 г. сделал величайшее открытие, обнаружив, что в ланцетнике образование первичной кишки совершается, как у беспозвоночных, а развитие нервной системы – как у позвоночных. К тому же он установил, что в этом бесчерепном существе, на-

поминающем заостренную с обоих концов рыбку, причудливо переплетались другие структурные особенности различных групп животных, что было опубликовано в его знаменитой научной статье «История развития *Amphioxus lanceolatus*». С этого времени биологи начали считать ланцетник существом, занимающим промежуточное положение между двумя большими разделами животного мира.

Другое его открытие касалось личинки ланцетника, оказавшейся очень близкой по строению личинке асцидий, природа которых была в то время не менее загадочной, чем природа ланцетника. Он обнаружил, что развитие зародышевых листков у асцидий происходит по тому же типу, что и у ланцетника. В итоге асцидии были отнесены к низшим деградированным формам хордовых животных, к классу Оболочников. Таким образом, Ковалевский установил еще одно связующее звено родства беспозвоночных с позвоночными. По этому поводу Ч. Дарвин писал в 1871 г., что Ковалевский сделал *«открытие величайшей важности»*, ибо оно дает *«ключ к источнику, откуда произошли позвоночные»*.

Все работы Ковалевского, а их более 100, образцово фундаментальны. Следует отметить, что особое пристрастие ученый питал к формам животного мира, которым в систематике не находилось места, а их природа была неизвестной. Ни один зоолог не проделал ревизию такой массы «беспризорных» групп животных и не установил их истинное систематическое положение. В последние 10 лет жизни он скрупулезно занялся сравнительной физиологией беспозвоночных, которая была почти нетронутой областью науки. В классических исследованиях по метаморфозу двукрылых насекомых Ковалевский, проследив исчезновение личиночных органов у мух (*мышц, кишечника и слюнных желез*) во время превращения их в куколки, установил, что это связано с пожиранием дряхлых органов фагоцитами, открытыми Мечниковым. Доказав биологический механизм метаморфоза, он также выявил, что фагоциты щадят молодые имгинальные диски, которые дают начало новым тканям и органам взрослой особи. Этими чрезвычайно трудоемкими исследованиями метаморфоза и лимфатических органов у беспозвоночных ученый положил начало их сравнительной физиологии.

Ковалентная связь – прочная химическая связь между атомами, возникающая за счет образования общей пары электронов.

Когерентность (*лат.* coherencia – сцепление, связь) – согласованное протекание во времени нескольких колебательных и волновых процессов; когерентные волны при сложении либо усиливают, либо ослабляют друг друга (*эффект интерференции*).

Код (*фр.* code) – совокупность знаков (*символов*) и система определенных правил, с помощью которых информация может быть представлена (*закодирована*) в виде набора таких символов для передачи, обработки, хранения и запоминания. Конечная последовательность кодовых знаков называется *словом*.

Кодирование – это отражение одних объектов с помощью других.

Кодирующая цепь, *син.* смысловая – цепь ДНК, последовательность которой идентична иРНК. Комплементарная цепь называется *некодирующей* или *матричной*.

Кодон, *син.* триплет – дискретная единица генетического кода; участок информационной РНК, состоящий из трех последовательных нуклеотидов. Кодирует один аминокислотный остаток или служит сигналом для завершения (*терминирующие кодоны*) или начала (*кодона-инициаторы*) белкового синтеза. Из 64 кодонов 61 кодирует включение 20 аминокислот. Термин употребляется в равной степени по отношению к соответствующей последовательности трех нуклеотидов ДНК, которая транскрибируется иРНК, а также по отношению к РНК тех вирусов, у которых РНК составляет генетический материал.

Кодоминантность (*лат.* со – с, вместе, *dominari* – господствовать) – тип наследования различных по структуре полипептидных цепей, гибридных белковых молекул, ферментов, в частности изоферментов, определяемый обоими аллелями гетерозигот.

Кодоминантные аллели – два аллельных гена, каждый из которых проявляется фенотипически в гетерозиготе. Ни один не доминирует над другим.

Колебатель (*греч.* koleos – ножны, ptilon – перо) – оболочка, покрывающая апикальную меристему и листовые примордии зародыша злаков; нередко рассматривается как первый лист.

Кольцов Николай Константинович (1872–1940) – выдающийся российский биолог, организатор Института экспериментальной биологии в Москве и бессменный его директор (1917–1939). Самым главным вкладом ученого в науку явилась разработка положения о хромосомах как наследственных мо-

лекулах (1927), которые, по его мнению, представляли собой гигантские белковые молекулы. По представлению ученого, в хромосому входили две геномы (нити), каждая из которых состоит из отдельных генов, контролирующих определенные признаки и свойства. Одновременно он предположил, что новые геномы создаются только на старых как на матрицах. Таким образом, Н. Кольцов на много лет предвосхитил важнейшие положения современной молекулярной биологии о строении хромосом и матричном механизме биосинтеза генов.

Компартмент (*англ.* compartment – отдел, отсек) – функционально значимая часть (*компонент*) клетки или обособленная субклеточная структура, характеризующаяся специфическими морфологическими или биохимическими свойствами, отделенная от других избирательно проницаемой мембраной.

Компартмент представляет собой изолированный реакционный сосуд с уникальным набором ферментов, способных выполнять специализированные функции.

В животных клетках выделяют восемь основных компартментов: цитозоль, митохондрии, цистерны гранулярного и гладкого эндоплазматического ретикулаума, комплекс Гольджи, ядро, лизосомы, пероксисомы.

Компартменты взаимодействуют посредством потоков информации, энергии и вещества (рис. 11).

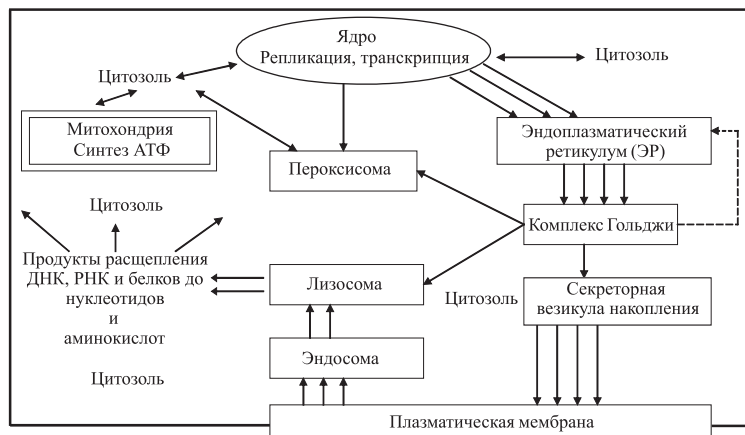


Рис. 11. Взаимодействие компартментов клетки через посредство потоков энергии и вещества

Компартментализация – разделение клетки на компартменты; структурная или биохимическая специализация частей клетки.

Компаунд (*англ.* compound – составной, сложный) – организм, гетерозиготный по двум мутантным аллелям одного и того же локуса.

Компенсация (*лат.* compensatio – возмещение, уравнивание) – реакция организма на нарушение его жизнедеятельности, в ходе которой не пострадавшие органы или их части берут на себя функцию поврежденных структур.

Комплекс (*лат.* complex – связь, сочетание) – совокупность предметов, действий, свойств, явлений, составляющих одно целое.

Комплекс Гольджи – важнейшая органелла эукариотической клетки, представленная собранными в стопки уплощенными замкнутыми цистернами, расположенными параллельно друг другу (рис. 12). Количество цистерн варьирует (чаще всего,

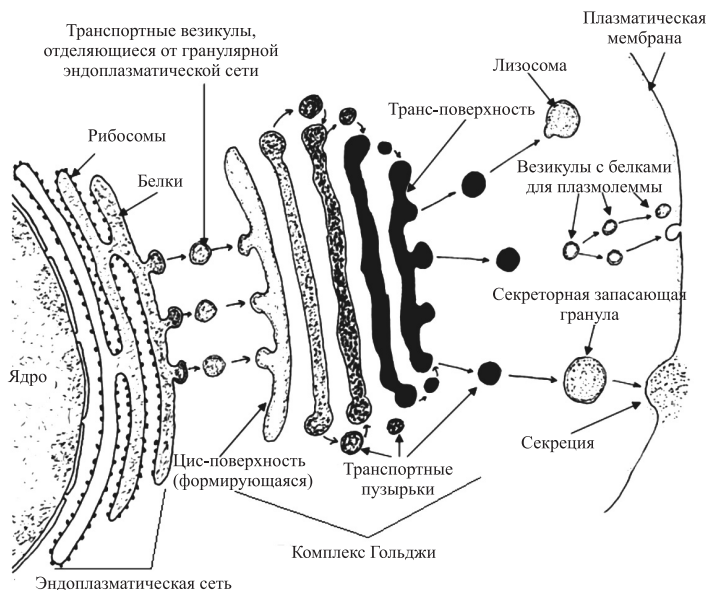


Рис. 12. Схема комплекса Гольджи. Белки и липиды поступают в комплекс Гольджи с цис-поверхности. Транспортные везикулы переносят эти молекулы от одной цистерны в другую. Готовый продукт выходит из комплекса на транс-поверхности, находясь в различных пузырьках

в пределах 5–12). Каждое такое скопление называется *диктиосомой*. Комплекс Гольджи располагается между эндоплазматической сетью и плазматической мембраной. С помощью транспортных пузырьков комплекс получает белки из эндоплазматической сети, сортирует их, согласно назначению, «упаковывает» в пузырьки, которые доставляют содержимое в лизосомы, пероксисомы, к плазматической мембране и, сливаясь с ней, освобождают его путем экзоцитоза.

В клетках поджелудочной железы пузырьки с пищеварительными ферментами могут долго сохраняться, освобождаясь только при очередном поступлении пищи в кишечник. Наряду с участием в процессинге (*созревании*) и сортировке секретируемых клеткой белков, формировании лизосом и секреторных гранул в гранулярных клетках, комплекс Гольджи участвует также в гидроосмотическом ответе клетки.

Комплементарность (*лат. complementum* – дополнение) – взаимное соответствие в химическом строении взаимодействующих молекул, приводящее к образованию слабых вторичных (*ван-дер-Ваальсовых, водородных, гидрофобных, ионных*) связей между ними. Прочность комплементарных структур определяется высокой избирательностью и пространственностью взаимодействия на уровне атомных группировок или зарядов по принципу «ключ–замок» (*комплексы антиген–антитело, фермент–субстрат*). Слабые связи обеспечивают достаточно сильное притяжение, способное противостоять разрывам, вызываемым тепловым движением.

Комплементарная цепь – одна из цепей ДНК, используемая в качестве матрицы для синтеза РНК и комплементарная ей.

Компонент (*лат. componens* – составляющий) – составная часть, элемент чего-либо.

Конвергентная эволюция (*лат. convergere* – сходиться) – независимое развитие сходных структур у неродственных организмов; обычно имеет место в сходных условиях обитания.

Конвергенция (*лат. convergo* – приближаюсь, схожусь) – приобретение в процессе эволюции сходства в строении и функциях у далеких по происхождению групп организмов.

Конечные клетки – завершившие деление, высокодифференцированные клетки, примерами которых могут служить нестволовые нервные клетки, эритроциты, клетки ороговевающего слоя кожи.

Конкордантность (*лат. concordans* – согласующийся, соответствующий) – сходство близнецов по анализируемому

признаку, который может встречаться у обоих близнецов либо у одного из них. В первом случае пара называется *конкордантной*, во втором – *дискордантной*.

Конкуренция (лат. *conspicere* – сталкиваться) – форма взаимоотношений, когда одна популяция организмов отрицательно воздействует на другую. Отрицательные воздействия проявляются на начальных стадиях развития сообщества или в нарушенных природных условиях. Различают несколько видов конкуренции: симметричную и асимметричную, с примерно равными или заведомо неравными конкурентными возможностями партнеров; внутривидовую и межвидовую.

Внутривидовая конкуренция смягчается механизмами регулирования плотности популяций, рассредоточением особей в пространстве, уменьшением размеров особей.

Главный механизм смягчения *межвидовой конкуренции* – дифференциация экологических ниш, т.е. объединение в экосистеме видов с различными «графиками работы» – дневными, сезонными и окологодичными биологическими ритмами. Принцип конкуренции подчиняется закону Гаузе: «*Виды с одинаковыми потребностями существовать не могут, и более слабый гибнет по причине конкурентного исключения*». В ходе эволюции для обеспечения экологического равновесия происходит диверсификация видов одного трофического уровня (*повышение их несходств*). Конкуренция является главным механизмом возникновения биоразнообразия.

Консένсус (лат. *consensus* – согласие) – общее согласие по спорному вопросу, достигнутое без процедуры голосования.

Конститутивные мутации (лат. *constituo* – помещаю, ввожу, приобретаю) – мутации, нарушающие механизмы регуляции экспрессии генов, в результате чего они постоянно экспрессируются.

Консумэнты (лат. *consumo* – потребляю) – гетеротрофные организмы, нуждающиеся в органических веществах. Наиболее распространенными среди них являются насекомые, черви, амфибии и рыбы, птицы и млекопитающие животные. Большая их часть – растительноядные животные (*консументы первого порядка*), меньшая – хищники (*консументы второго, третьего и т.д. порядков*).

Человек является естественным потребителем органических соединений растительного и животного происхождения. В то же время он и производитель, но поскольку своей техногенной деятельностью разрушает экосистемы, то экологи его называют «чужеродным» биотическим фактором.

Континуи́тёт – процесс непрерывного, последовательного развития этноса и других социальных образований.

Конформации молекулы (лат. *conformatio* – форма, расположение) – пространственные формы, принимаемые молекулами в результате изгиба или свободного вращения отдельных фрагментов вокруг простых (*одинарных*) связей. Например, пиранозная (*кольцевая*) форма глюкозы может существовать в виде восьми изомеров: «лодки», «кресла» и т.п.

Биологические свойства органических веществ часто зависят от конформации молекулы. Так, амилоза (*одна из форм крахмала*) и целлюлоза (*клетчатка*), имеющие одинаковое химическое строение, существенно отличаются по ряду физических, химических и биологических свойств (*растворимостью, устойчивость к различным воздействиям, расщеплению и др.*), так как имеют различную конформацию молекул.

Концеп́ция (лат. *conceptio* – понимание, система) – система взглядов на те или иные явления; трактовка какого-либо предмета, явления, процесса; основная точка зрения на предмет или явление, руководящая идея их освещения.

Конъюга́ция (лат. *conjugatio* – соединение) – половой процесс, при котором происходит слияние двух сходных вегетативных клеток; половой процесс у инфузорий, при котором конъюгирующие особи обмениваются ядерными фрагментами; тесное сближение гомологичных хромосом во время мейоза; способ переноса генетического материала от одной бактериальной клетки к другой.

Конъюгация хромосом – тесное сближение гомологичных хромосом, предшествующее первому делению в мейозе; на этой стадии происходит кроссинговер.

Коорди́нции (лат. *co* – совместно, *ordinatio* – упорядочение) – согласованное (*сопряженное*) изменение органов и частей организма в филогенезе. Координации делятся на топографические, динамические и биологические.

Топографические координации – согласованно меняющиеся пространственные связи разнообразных органов, не объединенных единой функцией.

Динамические координации – изменения функционально связанных между собой органов и их систем, например формирование связи между нервными центрами в ходе освоения сложной двигательной программы.

Биологические координации – эволюционные изменения в органах, не связанных между собой корреляциями (*взаимоза-*

висимостями), например соответствие между длиной передних и задних конечностей, длиной конечностей и шеи.

Копуляция (лат. copulatio – соединение) – соединение двух особей при половом акте; слияние женских и мужских половых клеток (гамет). Процесс слияния неодинаковых по форме и структуре женских и мужских гамет называют *оплодотворением*.

Корреляции (лат. correlatio – соотношение, взаимная связь) – наличие функциональной и структурной взаимозависимости между структурами развивающегося организма, при которой изменения в одних органах вызывают изменения в других. Связи между такими органами называются *коррелятивными*. Корреляции между органами проявляются в различных формах. Исходными в процессах индивидуального развития являются геномные корреляции, основанные на взаимодействии и сцеплении генов в генотипе. Морфогенетические корреляции основаны на взаимодействии клеток или частей друг с другом в процессе их дифференциации в эмбриогенезе.

Геномные и морфогенетические корреляции подвергаются шлифовке эргонтическими (греч. ergon – работа) функциональными корреляциями между формирующимися структурами (*например, интенсивное развитие скелетных мышц вызывает в местах их прикрепления выраженную бугристость на кости*).

Корреляция генетическая (лат. correlatio – соотношение, взаимная связь) – взаимозависимость. В генетике широко используется Пирсонова корреляция, названная в честь английского ученого К. Пирсона, разработавшего технику получения корреляции при изучении наследования количественных признаков. Корреляция представляет собой индекс сходства, изменяющийся от нуля ($\tau = 0$), который обозначает отсутствие какого-либо сходства, до единицы ($\tau = \pm 1,0$), обозначающей абсолютное сходство (*или абсолютную противоположность*). Например, супруги коррелируют между собой по интеллекту с коэффициентом $\tau = 0,30-0,40$.

Кóрень – нисходящий осевой орган растения, обычно находящийся в почве. Служит для закрепления растения, всасывания и проведения воды и минеральных веществ.

Корепрéссор – маленькая молекула, которая включает механизм репрессии транскрипции, связываясь с регуляторным белком.

Кóриум, кúтис (лат. corium – кожа) – то же, что и дерма.

Кóрнберг Артур (1918) – американский биохимик. В 1968 г. синтезировал двухцепочечную кольцевую ДНК бактериофага

фХ174, инфицировал ею бактерии и наблюдал выход полноценных фаговых частиц. Его эксперименты по синтезу биологически активных молекул ДНК заложили основы современной геной инженерии. В 1959 г. А. Корнбергу была присуждена Нобелевская премия за открытие механизма биосинтеза дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Корневíще – горизонтальный подземный стебель.

Кофáктор – небелковые компоненты ферментов, присутствие которых совершенно необходимо для проявления их каталитической активности. Комплекс фермента с кофактором носит название *голофермент*, а ферментная часть этого комплекса, без кофактора, называется *апоферментом*. Кофакторы подразделяются на три типа: неорганические ионы, простетические группы и коферменты.

Кофермéнты (лат. со – вместе, fermentum – закваска) – органические соединения небелковой природы, входящие в состав активного центра ферментов. Соединяясь с апоферментом, коферменты образуют каталитически активный комплекс – так называемый *голофермент*. Многие коферменты (АТФ, НАДН, НАДФН, кофермент А и др.) легко отделяются от белковой молекулы и служат переносчиками отдельных атомов или групп атомов, отщепляемых ферментом от субстрата. Так как большинство коферментов – производные витаминов, то их недостаток в пище человека приводит к нарушению метаболизма.

Кох Роберт (1843–1910) – величайший немецкий ученый, «первый и самый удачливый охотник за микробами», основатель современной микробиологии и создатель мировой школы бактериологов. Открыл возбудителя сибирской язвы (1876), туберкулеза (1882) и холеры (1883), а его многочисленные ученики и соратники – почти все остальные возбудители бактериальных инфекций. В 1905 г. «за исследования и открытия в области туберкулеза» Р. Коху была присуждена Нобелевская премия.

Кошачьего крика синдром (синдром Лежена) – нарушение, вызванное частичным отсутствием короткого плеча пятой хромосомы, что вызывает у ребенка микроцефалию, умственную и физическую заторможенность, пороки сердца и характерный высокий (*наподобие кошачьего*) крик.

Козволю́бия (лат. со – с, вместе, evolutio – развертывание) – эволюционные взаимодействия организмов разных видов, не обменивающихся генетической информацией, но тесно

связанных биологически. Результатом коэволюции являются взаимные адаптации (*коадаптации*) двух видов, обеспечивающие возможность их сосуществования, и повышение устойчивости биоценоза как целостной биологической системы.

Коэффициент интеллектуальности (англ. *intellectual quotient, IQ*) – обобщенный показатель уровня умственного развития, знаний, осведомленности человека, введенный австрийским психологом В. Штерном в 1911 г. Об уровне интеллектуальности судят по отклонениям от 100-балльной системы знаний и умений, свойственной для каждого возрастного периода испытуемых. Например, если ребенок в возрасте 10 лет выполняет тестовые задания, созданные для детей 12 лет, то IQ этого ребенка равняется $12 \cdot 100 / 10 = 120$. Система тестов на определение IQ многопрофильна: задания, требующие ответов на вопросы, арифметические задачи, понимание смысла ряда терминов, понятий и пр. Общее количество баллов, полученных по всем заданиям, переводится посредством специальных таблиц в конечный показатель IQ.

Красная книга – перечень редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных. Первые тома ее вышли в 1966 г.

Креативность (лат. *creator* – творец) – созидаящая сила, творческая энергия.

Критические периоды развития – закономерные, генетически обусловленные периоды высокой чувствительности развивающихся организмов, во время которых они особенно подвержены неблагоприятным воздействиям окружающей среды.

Это понятие было введено в 1887 г. П.И. Броуновым по отношению к развитию растений, а в 1907 г. обосновано П. Стокардом применительно к развитию животных.

В эмбриогенезе П.Г. Светлов и его последователи выделяют два критических периода – период, предшествующий имплантации, когда с высокой частотой происходит гибель оплодотворенных клеток, и период формирования зачатков органов, когда особенно велика опасность пороков развития плода. У человека этим периодам соответствуют: 1) конец 1-й недели после зачатия; 2) конец 4-й недели, 7–9-я недели развития плода.

В зарубежной литературе период высокого напряжения в формировании каких-либо структур или функций, во время которого нарушаются процессы развития эмбриона, называют *спуртом* (*spurt*) *развития*. Так, спурт развития ЦНС у плода человека отмечается во время формирования нейронов, когда

они образуются со скоростью несколько сотен тысяч в минуту, а «химический спурт», или интенсивный синтез липидов, начавшийся в них после 32-й недели беременности, продолжается и после рождения ребенка.

Кроссинговер (англ. crossing-over – перекрест) – тип генетической рекомбинации, происходящий в процессе мейоза (*реже митоза*). Взаимный обмен гомологичными участками гомологичных хромосом в результате разрыва и соединения в новом порядке их нитей – несестринских хроматид. Различают кроссинговер одиночный и множественный.

Кроссинговер множественный – два, три или более обменов между несестринскими хроматидами одной и той же тетрады. Для обнаружения, например, двойного кроссинговера нужно проанализировать три пары генов, гетерозиготных по двум аллелям (Аа, Вв, Сс). В этом случае одновременно происходят два независимых межгенных обмена. Вероятность двух независимых событий равна произведению вероятностей каждого из них (*правило умножения вероятностей*). Если обнаружено 20 % кроссоверных гамет, возникших в результате рекомбинации между генами А и В ($p = 0,20$) и 30 % кроссоверных гамет в результате рекомбинации между генами В и С ($p = 0,30$), тогда вероятность двойного кроссинговера между генами А и В, В и С, приводящего к появлению кроссоверных гамет, равна $(0,20) \cdot (0,30) = 0,06$, т.е. 6 %.

Кроссинговер одиночный – единичный кроссинговер между двумя несестринскими хроматидами тетрады. Вероятность единичного обмена между генами (*например, А и В*) прямо пропорциональна расстоянию между этими генами: чем ближе они расположены, тем меньше вероятность рекомбинации между ними.

Ксенобиотики (греч. xenos – чужой, bios – жизнь) – чужеродные для организмов соединения (*ионы тяжелых металлов, пестициды, препараты бытовой химии, лекарственные средства и др.*). Попадая в организм и окружающую среду в больших количествах, ксенобиотики могут вызывать отравления и мутации у человека и животных, нарушать круговорот веществ в биосфере.

Ксилёма (греч. xylon – древесина) – проводящая ткань растений, по которой осуществляется транспорт воды и минеральных веществ.

Культурно-историческая концепция человеческой психики – концепция российского психолога Л.С. Выготского

(1895–1934), из которой вытекает, что в основе психологического развития каждого человека лежит освоение им сформировавшихся в процессе социальной эволюции алгоритмов поведения.

Кумуляция (лат. *cumulatio* – увеличение, скопление) – суммирование эффектов действия лекарственных веществ, ядов, других токсических веществ, многократных раздражений.

Кювье Жорж (1769–1832) – французский естествоиспытатель и палеонтолог, основатель сравнительной анатомии позвоночных. Член Французской академии наук (1816). Первым сформулировал учение о корреляциях, отметив при этом, что каждый организм образует целое, в котором одни части не могут изменяться без того, чтобы все другие также не претерпевали изменения. Закон корреляции частей сыграл большую роль в развитии палеонтологии. На его основе Кювье предложил метод реконструкции ископаемых животных по остаткам скелета. Обширные и точные палеонтологические исследования позволили ему воссоздать общую картину вымершего мира и описать фауну Земли предшествующих геологических эпох. В альбомах появились ихтиозавры, плезиозавры, мастодонты и другие существа, которых никто никогда не видел. В 1812 г. вышел его 4-томный труд «Исследование ископаемых костей». Отстаивая религиозные представления о сотворении и неизменности видов, Ж. Кювье для объяснения смены фауны и флоры, наблюдаемой в последовательных геологических пластах, выдвинул теорию катастроф. По его теории, опустошающие природные катаклизмы свершались не повсеместно, а были локальными, с последующим заселением ранее безжизненных регионов животными-мигрантами.

Кэп (колпачок) – структура, образующаяся в ходе созревания пре-мРНК в результате присоединения к ее 5'-концу 7-метилгуанилового нуклеотида с помощью нетипичной для полинуклеотидов пирофосфатной связи с последующим метилированием рибозных остатков нуклеотидов «колпачка», который необходим для нормального функционирования эукариотической мРНК.

Л

Лабильность (лат. *labilis* – скользящий, неустойчивый) – функциональная подвижность нервной и мышечной ткани; подвижность, неустойчивость психики, физиологического состояния, температуры тела и др.

Лаверан Альфонс (1845–1922) – французский врач, заложивший основы медицинской паразитологии. Опубликовал свыше 600 научных работ, посвященных самым различным темам в протистологии. Среди его многочисленных открытий самым важным является обнаружение в 1880 г. плазмодия в тканях и крови умерших от малярии больных. В 1907 г. ему присуждена Нобелевская премия *«за работы по изучению роли простейших как возбудителей заболеваний»*.

Лайонизация – случайная инактивация одной из двух X-хромосом в женской соматической клетке, благодаря которой обеспечивается сбалансированность генетического материала у индивида мужского и женского пола. Термин предложен в честь Лайон, которая описала происходящую на 16-е сутки эмбриогенеза инактивацию X-хромосомы.

Ламарк Жан Батист (1744–1829) – французский ученый-естествоиспытатель, создатель первой эволюционной теории, на полстолетия предвосхитившей теорию Дарвина. Впервые разделил животных на позвоночных и беспозвоночных и разработал общепринятый ныне их определитель, построенный по дихотомическому принципу. Необходимо отметить, что даже термин науки о жизни – биология – введен в употребление Ламарком.

С наибольшей полнотой систематика животных и эволюционные воззрения Ламарка изложены в широко известной «Философии зоологии» (1809). Обратив внимание на всеобщий характер изменчивости и поступательный ход прогрессивной эволюции, Ламарк пришел к выводу, что ее главным движущим фактором является наследственная передача потомству признаков, приобретенных в процессе жизни. При этом он допускал, что эти признаки могут возникать при систематических упражнениях животных, вызывающих прилив крови и других флюидов к определенной части тела и органу, что способствует их усиленному росту. Эксперименты опровергли возможность эволюции организмов путем наследования приспособительной изменчивости, но из этого нельзя делать вывод, что труды Ламарка утратили интерес. Вклад его в науку неизмеримо велик. Как деист он считал, что верховный творец сотворил материю и природу; все остальное возникло из материи под воздействием природы. Прогрессивное усложнение организации живого он рассматривал как результат эволюции, но в отличие от других считал, что ее ступени имеют множе-

ство ветвей и отклонений на уровне видов и родов. Это подготовило почву для представления «о родословных древах», сформулированного Геккелем и другими дарвинистами. Определенную дань уважения тезису Ламарка о наследовании приобретенных признаков отдавал и Ч. Дарвин в своей «временной гипотезе пангенезиса». Через много лет после смерти Ламарка потомки (*и даже противники ламаркизма*) признали его великим ученым. В связи со 100-летним юбилеем выхода в свет «Философии зоологии» в 1909 г. Ж. Ламарку был воздвигнут памятник в Париже.

Левáдити Константин (1874–1953) – французский микробиолог, вирусолог и иммунолог. Опубликовал более 350 научных работ, среди которых наиболее известны исследования, посвященные этиологии и лечению сифилиса. Так, им было установлено наличие трепонем сифилиса в везикулах, периодически появляющихся во вторичном периоде болезни и во внутренних органах детей с врожденным сифилисом. Он предложил метод культивирования трепонем в коллодиевых мешочках в брюшной полости обезьян. Описал способы их обнаружения под микроскопом путем предварительной импрегнации азотнокислым серебром. Изучил иммунологический механизм проявления реакции Вассермана. Предложил использовать для лечения сифилиса висмут и ряд его соединений.

Левенгук Антони (1632–1723) – голландский натуралист и естествоиспытатель, родоначальник эмпирической микробиологии. Достигнув высокого мастерства в шлифовании оптических стекол и изготовив микроскопы с короткофокусными линзами, дающими 200–300-кратное увеличение, он впервые увидел и зарисовал все основные формы бактерий и простейших. В 1696 г. В Англии было издано его произведение «Тайны природы, открытые Антони Левенгуком».

Лейшман Уильям (1865–1926) – английский паразитолог, генерал-лейтенант медицинской службы. В научном мире известен тем, что совместно с Ч. Донованом в 1900–1903 гг. открыл и описал возбудителя болезни кала-азар (*черная смерть*), проявляющейся потемнением кожи и кровоизлияниями в нее, резким истощением, лихорадкой и прогрессирующим поражением внутренних органов с летальным исходом в течение 6–12 месяцев. По предложению Р. Росса, паразитический жгутиконосец, вызывающий кала-азар, был отнесен к роду *Leishmania*, болезнь назвали висцеральным лейшманиозом, а его возбудитель в честь Донована – *L. donovani*.

Леонардо да Винчи (1452–1519) – ученый-энциклопедист эпохи Возрождения, художник, инженер, естествоиспытатель и анатом, заложивший, как сейчас многие считают, основы современной научной иллюстрации экспериментального естествознания. Анатомию Л. да Винчи изучал под руководством своего друга делла Торре и иллюстрировал его сочинения по анатомии. Анатомические рисунки по своей реалистичности и точности неизмеримо превосходят не только современные ему, но и позднейшие. Зарисовки ученого, являющиеся результатом собственных наблюдений при многочисленных вскрытиях, на полвека опередили исследования А. Везалия, но остались неизвестными его современникам. Он, в частности, описал ряд костей скелета и нервов, первым правильно определил число позвонков в крестце у человека, впервые дал изображение лобного, клиновидного и верхнечелюстного синусов, сесамовидных косточек стопы. Главным объектом наблюдений Л. да Винчи было человеческое тело, лишенное кожного покрова. Но наряду с этим он изобразил расположение и внешний вид некоторых внутренних органов, глаз и зрительных нервов, глотки, бронхиального дерева, сердца, сосудов и нервных сплетений, половых органов, маточных труб и круглых маточных связок, плода в матке, плаценту. Применил метод инъектирования расплавленным воском желудочков мозга.

Лепесток – элемент венчика, часто с яркой окраской.

Летальный ген (лат. *letal* – смертельный), *син.* летальный локус – гомозиготный или доминантный гетерозиготный ген, экспрессия которого приводит к смерти организма; мутантное состояние гена, приводящее организм к гибели до достижения репродуктивного возраста; любой ген, в котором может возникнуть летальная мутация.

Леффлер Фридрих (1852–1915) – немецкий бактериолог, ученик и ближайший соратник Р. Коха, возглавивший с 1913 г. Институт инфекционных болезней в Берлине. Ф. Леффлер открыл возбудитель сапа (1882), выделил в чистой культуре возбудителей дифтерии (1884) и мышинного тифа (1891), которых впервые использовал как биологическое оружие в борьбе с мышами. В 1898 г. установил вирусную природу ящура, что явилось началом бурного развития учения о вирусных заболеваниях животных и человека. Разработал и внедрил в практику микробиологических исследований оригинальный метод окраски бактерий и их жгутиков.

Лиана (*фр. lianes* – связывать) – растение с длинным деревянистым стеблем, оплетающим другие растения.

Либих Юстус (1803–1873) – немецкий химик и агрохимик. Впервые разделил пищевые вещества на жиры, белки и углеводы; выдвинул химическую теорию брожения и гниения. Разработал теорию минерального питания растений, указал на необходимость возврата в почву минеральных веществ, в частности фосфора. Сформулировал закон, получивший название в сельском хозяйстве и экологии «закон минимума».

Лигазы (*лат. ligo* – связываю), *син.* синтетазы – класс ферментов, катализирующих соединение двух молекул с использованием энергии АТФ.

Лиганды – любые соединения, которые связываются с другими в строго определенных местах.

Лизис (*греч. lysis* – разложение, распад) – растворение, разрушение клеток, в том числе микроорганизмов, под влиянием различных агентов, например ферментов, антибиотиков, бактериофагов.

Лизогения (*греч. lysis* – размножение, распад, *geneia* – происхождение, создание) – наличие генома вируса в геномах прокариот и эукариот. Проникать в геномы клеток могут только интеграционные виды и формы вирусов. В отличие от инфекционных их вирионные нуклеиновые кислоты, попав в цитоплазму клеток, скручиваются в кольцо и в таком состоянии интегрируются с геномом клеток, а затем с помощью репрессоров, кодируемых их же геном, репрессируются. Объединенные с клеточным геномом вирусы называются *провирусами*. В дальнейшем они воспроизводятся вместе с клеточным геномом, т.е. при делении передаются двум дочерним клеткам. Какого-либо считывания информации с репрессированных провирусов не происходит, и лизогенные клетки, содержащие их, длительное время нормально развиваются. При дерепрессии провируса считывание информации с его геном может сопровождаться трансформацией нормальной клетки в раковую, что достоверно доказано лауреатом Нобелевской премии итальянским ученым Р. Дульбекко в 1965 г. Этот же механизм может лежать в основе аутоиммунных болезней.

Лизогенные бактерии – бактерии, содержащие геном умеренного фага. Геном фага в лизогенных бактериях репрессирован и называется *профагом*. При делении данных бактерий генетический материал профага воспроизводится вместе с бактериальным геномом и передается дочерним клеткам. Связь

профага с такими бактериями очень прочна и в естественных условиях спонтанно нарушается с частотой 10^{-2} – 10^{-5} . Частоту исключения профага из хромосомы лизогенных бактерий можно увеличить, воздействуя на них ультрафиолетовыми лучами, ионизирующей радиацией и химическими мутагенами, что называется *индукцией лизогенных бактерий*. Переходя в автономное состояние, профаг начинает размножаться и лизует клетку. Изредка лизогенные бактерии утрачивают фаг без перехода его в вегетативную форму. В тех случаях, когда геном профага дерепрессируется, начинается считывание с него информации, и у лизогенных бактерий появляются новые признаки и свойства, например изменяется их форма и цвет колоний, а нетоксигенные штаммы коринебактерий дифтерии превращаются в токсигенные. Изменчивость, формирующаяся под влиянием профага, получила название *фаговой конверсии*.

Лизосомы (греч. lysis – разложение, распад, soma – тело) – окруженные мембраной органеллы диаметром 0,2–0,8 мкм, находящиеся в цитоплазме эукариотических клеток. Внутри них находится несколько десятков гидролитических ферментов, способных разрушить любой компонент клетки. От такого воздействия клетку спасает лизосомальная мембрана и то, что лизосомальные ферменты проявляют каталитическое действие лишь при pH = 4,5, которая внутри лизосомы поддерживается АТФ-зависимым протонным насосом.

Первичные лизосомы отпочковываются от аппарата Гольджи. Внутриклеточные компоненты, подлежащие разрушению в лизосомах, могут быть самыми разнообразными: состарившиеся митохондрии, компоненты мембран, гликоген, липопротеины и др. Все они перед слиянием с лизосомами заключаются в пузырьки, которые образуются из мембраны эндоплазматического ретикулума. Пузырьки, содержащие внутриклеточные вещества, называют *аутофагосомами*. Аналогичные им пузырьки с чужеродными частицами именуют *эндосомами* или *фагосомами*. Аутофагосомы, фагосомы и эндосомы затем сливаются с первичными лизосомами, в которых происходит переваривание имеющихся в них частиц и веществ. Отсутствие одного или нескольких ферментов в лизосомах чревато тяжелыми заболеваниями (см. Болезни накопления) вследствие того, что в них может накапливаться чрезмерно большое количество нерасщепленного субстрата. В зависимости от того, какой фермент в лизосомах отсутствует, может происходить накопление гликопротеинов, гликогена, липидов, гликолипидов, мукополисахаридов.

Лимит (*фр.* limite, *лат.* limites – граница, предел) – предельная норма, фактор, ограничивающий существование организма.

Линней Карл (1707–1778) – шведский естествоиспытатель-натуралист, президент и член Королевской шведской академии наук. В труде «Система природы» (1735) представил систему классификации растительного и животного мира, в частности ввел в науку бинарную номенклатуру, согласно которой вид обозначается двумя латинскими названиями – родовым и видовым; установил четкое соподчинение систематических категорий: класс, отряд (*порядок*), род, вид, разновидность.

Липиды (*греч.* lipos – жир) – не растворимые в воде, но хорошо растворимые в неполярных органических растворителях жиры, масла, стероиды, фосфолипиды, каротиноиды и другие неполярные органические соединения.

Листер Джозеф (1827–1912) – английский хирург, профессор и создатель антисептического направления в профилактике нагноительных процессов, часто возникавших после оперативных вмешательств в XIX в. В 1867 г. Дж. Листер сначала в лекции, прочитанной в Дублине, а затем в статьях, опубликованных в журнале «Lancet», привел убедительные доказательства того, что раневая инфекция вызывается заразным началом, внесенным в рану извне. Связав вопрос о заражении с микробиологическими исследованиями Л. Пастера, Листер предложил использовать карболовую кислоту (*раствор фенола*) как дезинфицирующее вещество, распыляя ее в воздухе операционной, применяя для обработки рук хирурга, операционного поля, инструментов, предметов, повязок, закрывающих послеоперационную рану, что явилось мощным средством профилактики нагноений.

Личность – человек со своей системой положительных взглядов и ценностных установок по отношению к себе, другим людям и окружающему миру.

Логика (*греч.* logos – слово, понятие, разум, рассуждение) – наука о законах мышления. Особенность логики как науки в том, что она изучает идеальный процесс, содержанием которого являются мысли людей.

Логика классическая, или формальная – формальная логика анализирует формы человеческого мышления. «Оформить» мысль – значит выразить ее в виде понятия, суждения или умозаключения. Заслуга выявления форм мышления, а также основных законов, связывающих эти формы, принад-

лежит Аристотелю (IV в. до н.э.), сформулировавшему закон тождества, закон непротиворечия, закон исключенного третьего, а позже – закон достаточного основания.

Лб́гия (греч. *logos* – слово, учение) – часть общих слов, означающая «наука», «знание», «учение» (например, *биология*).

Лб́гос (греч. *logos* – слово, понятие, мысль, разум) – одно из основных понятий древнегреческой философии означающее «слово» (*предположение, высказывание, речь*) и «смысл» (*понятие, суждение, основание*).

Лб́кус (лат. *locus* – место) – место расположения гена (*его аллелей*) в соответствующей генетической структуре клетки (*хромосоме, плаزمиде*). На парных (*гомологичных*) хромосомах локус, занимаемый одним аллелем, соответствует локусу, занимаемому другим. Размеры локуса определяются величиной участка молекулы ДНК. В результате изменений – мутаций отдельных точек (*сайтов*) локуса – могут возникать различные мутантные формы гена – аллели. В клетках диплоидных организмов (*в том числе и человека*) идентичные (*гомологичные*) локусы парных хромосом могут быть заняты либо одинаковыми (*гомозиготное состояние*), либо различными (*гетерозиготное состояние*) аллелями одного и того же гена. Иногда термин «*локус*» неоправданно используют как синоним термина «*ген*». В зарубежной литературе локус нередко называют *сайтом* (англ. *site* – место нахождения).

Лб́ренц Конрад (1903–1995) – австрийский биолог, один из основателей науки о поведении животных в естественной среде (*этология*). Первоначально склонялся к бихевиоризму, полагая, что инстинкты животных основываются на цепи рефлексов, в последующем доказал, что они вызываются внутренними побуждениями животных и мотивируются теми же факторами, что и поведение человека. Устанавливая собственный стереотип поведения, животное приходит к отбору движений, которые со временем становятся характерными для данного вида и эволюционируют в соответствии с требованиями естественного отбора. Эта концепция легла в основу современной этологии. В 1973 г. совместно с Н. Тинбергеном и К. Фришем К. Лоренц был удостоен Нобелевской премии по биологии «за открытия, связанные с созданием и установлением моделей индивидуального и группового поведения животных».

Львов Андре Мишель (1902) – выдающийся французский микробиолог и вирусолог. В 30–40-х гг. XX в. изучал морфологию

нез, биохимию и физиологию простейших и бактерий, после чего переключился на изучение генетики вирусов и в 1950 г. сделал выдающееся открытие. Проследив в течение 19 поколений деление многих разновидностей кишечных палочек, он установил, что в составе их хромосом имеется геном фага, который назвал *профагом*. За эти исследования в 1965 г. А. Львову совместно с Ф. Жакобом и Ж. Моно была присуждена Нобелевская премия «за открытия, связанные с генетической регуляцией синтеза ферментов и вирусов».

М

Макклінток Барбара (1902) – американский генетик, открывшая подвижную систему «активатор – диссоциатор» у эукариот. В 1983 г. ей присудили Нобелевскую премию. Предметом изысканий Макклінток явился механизм возникновения окраски зерен в початке кукурузы, в которой они могут быть окрашенными, неокрашенными или мозаично-пятнистыми. Такое разнообразие в окраске зерен, на первый взгляд, могло быть следствием мутаций генов, но ей удалось показать, что это обусловлено специальным генетическим элементом, находящимся рядом с геном окраски. Макклінток назвала его *хромосомным диссоциатором*, установила, что он подавляет работу гена окраски, и показала, что диссоциатор может перемещаться в другой локус хромосомы. В таких случаях, освободившись от диссоциатора, ген окраски детерминирует окрашивание зерен кукурузы. В целом же окраска зерна определяется временем отрыва хромосомного диссоциатора от гена окраски: если это происходит до начала образования зерна, то оно окрашивается целиком, если во время формирования зерна – на белом фоне возникают окрашенные секторы или точки. Размеры их могут быть различными, что связано с моментом перемещения диссоциатора. Чем раньше произошел разрыв, тем крупнее окрашенные пятна, так как соответствующая клетка успевает дать достаточно большое потомство, а чем позднее произошел разрыв – тем меньше окрашенный участок, поскольку на заключительной стадии развития остается небольшое количество делящихся клеток. Способность диссоциатора вызывать хромосомные разрывы находится под контролем гена-активатора, который необходим ему для вставок и транспозиций. Активатор и диссоциатор в зернах початка кукурузы находятся в разных локусах хромосомы, изредка соединя-

ются в ней в один блок, и тогда два гена перемещаются в геноме целиком. При увеличении числа генов-активаторов размер окрашенных пятен уменьшается. По-видимому, активатор задерживает способность гена-диссоциатора вызывать разрывы хромосом. Сейчас предполагают, что ген-активатор кодирует ферменты, участвующие в процессе рекомбинации, вызывает перемещение диссоциатора в области расположения определенных генов. Сам ген-активатор, как и ген-диссоциатор, подвижен, а удаление его с помощью специальных скрещиваний прочно фиксирует положение диссоциатора в геноме. Таким образом, Б. Макклиток открыла новый генетический компонент, способный приводить геном в состояние нестабильности. Полагают, что система «активатор–диссоциатор» близка или даже аналогична инсерционным сегментам (500 – 1500 пар азотистых оснований) и транспозонам (более 2000 пар оснований), способным встраиваться в геном бактерий или, наоборот, вычлениваться из него.

Мáкро... (греч. makros – длинный, большой) – часть сложных слов, указывающая на большую величину чего-либо, например макрофаг больше микрофага.

Макроэволюция – надвидовая эволюция, в ходе которой виды, обособляясь друг от друга, образуют более крупные систематические группы – роды, семейства и другие таксоны. Так, виды *пшеница твердая*, *пшеница мягкая*, *пшеница однозернянка* и другие образуют род *пшеница*, а род *пшеница* вместе с родами *рожь*, *ячмень* и другими составляют семейство злаковых. Все эти представители семейства произошли от какого-то одного общего предка в результате микроэволюции.

Для воссоздания процесса макроэволюции используются данные сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии, благодаря которым было выявлено происхождение пшеницы, кукурузы и других растений, а в животном мире – современной лошади и слона.

Макроэлементы – элементы, содержание которых в организме от 10 до 20 % массы минеральных компонентов и выше. К ним относятся натрий, калий, кальций, фосфор, магний, сера, хлор, магний.

Маргинализация – утрата индивидуумом или социальной группой привычных ценностей и ориентаций, неприятие общепринятых морально-нравственных устоев.

Маркёр (фр. marqueur – отмечать) – характерное свойство, ярлык, метка, специфический признак. Маркёр-метку приме-

няют в идентификации клеток, внутриклеточных структур, бактериофагов, вирусов, в диагностике разных заболеваний (*маркёры хромосомные, иммунные, опухолевые, ферментные* и др.). В генетике маркёром называют аллель (*или признак*), наследование которого прослеживается в потомстве.

Маскулинизация (*лат. masculinus* – мужской пол) – развитие у самки мужских вторичных половых признаков в результате нарушения гормонального баланса. Маскулинизация может наблюдаться при кастрации, пересадке половых желез, введении мужских половых гормонов. У человека такое явление называется *вирилизмом*.

Матрикс цитоплазмы (*лат. mater* – основа, *букв. мать*), *син.* гиалоплазма, основная плазма – гомогенная субстанция клетки, заполняющая промежутки между органоидами и цитоскелетом. Включает воду и множество растворенных неорганических и органических веществ, в частности ферменты и другие белки. Состав ее в разных частях клетки значительно различается по белкам, метаболитам, ионам. Важнейшая роль матрикса цитоплазмы как внутренней полужидкой среды клетки заключается в объединении всех клеточных структур в единую систему. Матрикс цитоплазмы соединяется с содержимым ядра посредством ядерных пор.

Матрица (*лат. matrix* – матка) – шаблон, на котором формируется комплементарная копия; одноцепочечная ДНК, комплементарная синтезируемой цепи РНК, или ДНК, определяющая последовательность нуклеотидов в синтезируемой цепи. Термин употребляется при описании редупликации (*удвоении*) или транскрипции ДНК.

Матричная РНК (мРНК), *син.* информационная РНК (*иРНК*) – молекула РНК, нуклеотидная последовательность которой транслируется в последовательность аминокислот на рибосомах в процессе синтеза полипептида (*белка*).

Мегаспора – гаплоидная (*n*) спора у разноспоровых растений, дающая начало женскому гаметофиту.

Медавар Питер Брайан (1915–1987) – английский биолог и иммунолог. Работая во время Второй мировой войны в ожоговом отделении Королевского лазарета в Глазго (*Шотландия*), Медавар занялся пересадкой тканей тяжелораненым с сильными ожогами. Как вспоминал он позднее, самым простым способом помочь им была пересадка кожи от доноров, но она не приживалась из-за иммунной реакции отторжения трансплантата. В связи с этим Медавар исследовал иммуноло-

гическую толерантность у мышей, пытаюсь подтвердить предвидение Ф. Бернета, что ее можно создать, если подвергнуть детенышей воздействию чужеродных тканей на ранних стадиях их развития. Когда мыши-реципиенты выросли, пересадка кожи им от первоначального донора оказалась такой же успешной, как при трансплантации кожи у однояйцевых близнецов. В 1960 г. П. Медавар и Ф. Бернет были удостоены Нобелевской премии «за открытие приобретенной иммунологической толерантности».

Медиаторы (лат. mediator – посредник), син. нейромедиаторы, нейротрансмиттеры, синаптические передатчики – химические вещества, молекулы которых способны реагировать со специфическими рецепторами клеточной мембраны и изменять ее проницаемость для определенных ионов, например Na^+ , Cl^- , вызывая, соответственно, возникновение (*генерацию*) потенциала действия или, наоборот, торможение клетки. Выделяясь под влиянием нервных импульсов, медиаторы участвуют в их передаче с нервного окончания на рабочий орган и с одной нервной клетки на другую. В центральной нервной системе роль возбуждающих или тормозящих медиаторов осуществляют ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин, гамма-аминомасляная кислота, глутаминовая кислота, глицин, пептиды и другие биологически активные вещества.

Межклеточные сигнальные вещества (МСВ) – вещества, осуществляющие реализацию межклеточных взаимодействий информационного характера. Все МСВ можно разделить на три группы: гормоны, нейромедиаторы и гистогормоны, к которым относятся так называемые цитокины и факторы роста (см. Гормоны, Нейромедиаторы). Общепринятое подразделение сигнальных веществ носит условный характер, так как в ряде случаев одно и то же вещество может принадлежать одновременно к двум и даже к трем группам МСВ.

Мезенхима (греч. mesos – промежуточный, enchyma – ткань) – зародышевая соединительная ткань большинства многоклеточных животных и человека, не имеющая пластообразного строения. Образуется за счет клеток, выселяющихся из разных зародышевых листков. Дает начало разным формам соединительной ткани взрослого организма, форменным элементам крови, кровеносным сосудам, гладким мышцам и др.

Мейоз (греч. meiosis – уменьшение) – специальный тип деления ядра зародышевых половых клеток, который данные клетки обязательно проходят во время их созревания в процес-

се сперматогенеза и овогенеза, превращаясь в сперматозоиды и яйцеклетки. В процессе мейоза происходят два последовательных клеточных деления при одном цикле удвоения хромосом. Вследствие этого из зародышевой мужской половой клетки (*сперматогонии*) образуется четыре гаплоидных сперматозоида. Из женской незрелой половой клетки (*овогонии*) в зрелую яйцеклетку с гаплоидным набором хромосом из четырех клеток превращается только одна. Остальные три, так называемые направительные (*полярные*) тельца, дегенерируют.

Меланоциты (*греч.* melanos – черный, cytos – клетка) – пигментные клетки животных и человека; синтезируя пигмент меланин, обуславливают черную, коричневую, серую и рыжую окраски покровов и внутренних оболочек тела. В меланоцитах меланин синтезируется на белковом матриксе меланосом в результате ферментативного окисления аминокислоты тирозина. Усиление образования и отложения меланина в коже происходит под действием УФ-лучей, обуславливая возникновение загара и появление веснушек. Прекращение биосинтеза меланина в результате выключения генов вызывает поседение волос. Меланоциты могут давать начало злокачественным опухолям – меланомам.

Мембраны биологические (*лат.* membrana – кожа, оболочка) – функционально активные поверхностные и цитоплазматические клеточные структуры, состоящие из бислоя липидов с вкраплениями в них белков; окружают большинство органелл и делят цитоплазму на компартменты. Типичными биомембранами являются плазмолемма (*плазматическая мембрана*), которая окружает клетку; внутренняя и наружная мембраны ядерной оболочки; внутренняя и наружная мембраны митохондрии; мембраны эндоплазматической сети; мембраны лизосом, пероксисом и др. В состав мембранного бислоя липидов входят в основном фосфолипиды, сфинголипиды, гликолипиды и холестерол, располагающиеся в нем таким образом, что их гидрофобные (*отталкивающиеся от воды*) концы обращены внутрь, а гидрофильные – наружу. В отличие от липидов, белки, входящие в состав мембран, не образуют сплошных слоев и могут на разную глубину погружаться в бислой (рис. 13). Количество типов белков значительно варьирует. Так, например, в мембране эритроцитов человека имеется более 100 различных белков. Биологические мембраны выполняют чрезвычайно важные и разнообразные функции: формируют клеточные структуры и поддерживают внутриклеточный

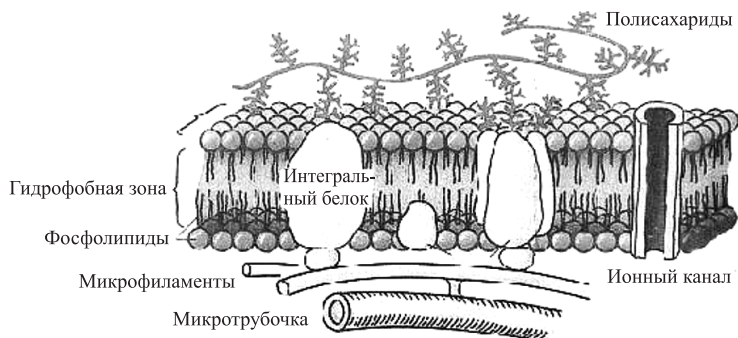


Рис. 13. Строение клеточной мембраны животной клетки: мембрану пронизывают молекулы различных белков, которые выполняют функции биокатализаторов или ионных каналов и обеспечивают механическую связь с цитоскелетом (микрофиламентами и микротрубочками). Снаружи к белкам и липидам прикреплены длинные цепочки полисахаридов

гомеостаз; участвуют в процессах фото-, механо- и хеморецепции; всасывания, секреции, газообмена; транспорта электронов; запасаения и трансформации энергии; преобразования химических сигналов, возбуждения и проведения нервного импульсов. В 1997 г. известный немецкий ученый К. Зимонс выдвинул революционную теорию «липидных рафтов», согласно которой липидная мембрана представляет собой динамическую, постоянно изменяющуюся структуру, в которой определенные участки самоорганизованы в обогащенные холестерином рафты («плоты»), более плотные, чем остальная мембрана, и потому свободно дрейфующие в окружающем пространстве. Некоторые исследователи вслед за этим обнаружили, что вирусы выбирают своей мишенью в клеточной мембране именно эти «плоты», забрасывают в них рецепторный якорь, после чего проникают в клетки-мишени. Серьезные нарушения функций мембран или процессов, связанных с ними, часто являются причиной тяжелых болезней у человека. Термин «мембрана» был введен немецким исследователем Х. Молем в 1851 г. для обозначения поверхностных образований клетки при описании плазмолиза растительных клеток.

Менделеев Дмитрий Иванович (1834–1907) – всемирно известный российский профессор и великий химик, создавший в 1869 г. периодический закон химических элементов и на его основе их периодическую систему. Пользуясь ею, ученый впервые в истории химии предсказал существование неизвест-

ных в то время химических элементов и описал их свойства. Все это подтвердилось после открытия некоторых из них и послужило всеобщему признанию закона и системы элементов Менделеева.

Изданные сочинения Д.И. Менделеева составляют 25 томов и охватывают разнообразные вопросы естествознания, техники, экономики, просвещения, медицины, народонаселения и экологии. Д.И. Менделеев 23 года плодотворно работал в качестве члена Медицинского совета Высшего медицинского научного и методического центра России. В своих многочисленных выступлениях в печати он настаивал на необходимости борьбы с высокой заболеваемостью и смертностью населения, улучшения условий труда, широкого использования отечественного сырья для получения фармацевтических препаратов. Им были даже разработаны конкретные меры против загрязнения атмосферного воздуха, воды и почвы промышленными отбросами, чему стали уделять внимание только в 70-х гг. XX в.

Менделизм – учение о закономерностях наследственности, положившее начало развитию генетики как науки. Ее становление связывают с повторным открытием в 1900 г. Х. Де Фризом, К. Корренсом и Э.Чермаком-Зейзенеггом закономерностей, описанных Г. Менделем в его работе «Опыты над растительными гибридами» (1866). Менделизм как учение о дискретной наследственности, основанное на количественном анализе гибридного скрещивания, явился первым этапом развития генетики.

Менделирование – наследование определенного признака (*болезни*) в соответствии с законами Г. Менделя.

Менделирующие болезни – разнородная по клиническим проявлениям, этиологии и патогенезу группа заболеваний, наследующихся в соответствии с законами Менделя. В основе менделирующих заболеваний лежат мутации одного гена. В связи с этим данные заболевания называют *моногенными* и *монофакторными*, а за рубежом – *генными*. В настоящее время известно более 4,5 тыс. генных болезней. Они выявляются у 4,2–6,5 % новорожденных. В структуре общей смертности детей до пятилетнего возраста на их долю приходится 8–10 %. Исходя из генетического принципа классификации, выделяют менделирующие болезни с аутосомно-доминантным, аутосомно-рецессивным, Х-сцепленным рецессивным, Х-сцепленным доминантным, У-сцепленным (*голландрическим*) и митохондриальным (*цитоплазматическим*) типами наследования.

Мендель Грегор Иоганн (1822–1884) – основоположник генетики. На основании длительных и тщательно проведенных опытов по гибридизации сортов гороха с точным количественным учетом всех типов полученных гибридов и статистической обработки результатов открыл и обосновал основные закономерности наследственности и наследования, которые затем опубликовал в работе «Опыты над растительными гибридами».

Менделя законы – сформулированные Г. Менделем закономерности распределения в потомстве наследственных факторов: закон единообразия гибридов первого поколения; закон расщепления гибридов второго поколения; закон независимого комбинирования признаков (*точнее, закон независимого расщепления*).

Ментальность, менталитет – уровень коллективного и индивидуального сознания, включающий и бессознательное; совокупность готовностей, установок и предрасположенностей индивида или социальной группы действовать, мыслить, чувствовать и воспринимать мир определенным образом.

Меристема (греч. merizein – делиться) – недифференцированная растительная ткань, из которой развиваются новые клетки.

Месмер Франц (1734–1815) – австрийский врач, провозгласивший теорию «животного магнетизма», согласно которой в теле животных и человека содержится особая магнитная жидкость. При заболеваниях, по его мнению, жидкость может частично утрачиваться, нарушается ее циркуляция. Вследствие этого в клинике Месмера была предпринята магнитотерапия. Первоначально «магнетезирование» осуществлялось с помощью пассов, вызывающих конвульсивные кризы, позже стали проводить коллективные сеансы в помещениях, где создавался полумрак, курился ладан и звучала музыка Моцарта. Неожиданно появлялся Месмер, облаченный в лиловые одежды, и величественно прикасался руками к ожидающим «магнетического» воздействия больным. При проведении таких сеансов страждущие держались за металлические стержни, исходящие из дубовой бочки, наполненной магнитами. Как правило, у пациентов развивался истерический припадок с судорогами, после чего наступал сон с выздоровлением. Массовая поддержка такого лечения вызвала необходимость в создании комиссии Французской академии наук для изучения физического магнетизма как лечебного фактора. В 1784 г. она отвергла наличие в организме человека «магнетической силы»: *«Магнетизм без воображения не вызывает каких бы то ни*

было влияний на внутренние органы и ткани... Целебное действие магнита обуславливается непосредственным и прямым действием магнитной силы на нервы... Влияние на них настолько же несомненно, насколько оно несомненно по отношению к железу... Несмотря на то что действие магнита представляется паллиативным, его нельзя считать нецеленым». Итак, комиссия не подтвердила наличие в организме магнитных флюидов, но не отвергла саму по себе магнитотерапию, которая в настоящее время широко используется как физиотерапевтическая процедура при различных болезнях.

Использование магнитных полей (МП) вышло далеко за рамки применения их в медицине. В поисках значения МП для жизнедеятельности организмов в современной биологии выкристаллизовалось два научных направления – магнитобиология, изучающая их влияние на человека, животных и растения, и биомагнетизм, основы которого были заложены М. Фарадеем, открывшим в 1845 г. в тканях и клетках диамагнетизм, экранирующиеся от МП, и «намагничивающиеся» парамагнетизм.

Метаболизм (греч. *metabole* – перемена, превращение) – свойство открытых систем обмениваться энергией и веществом в подсистемах и с окружающим миром; обмен веществ в организмах.

Метаболиты – участвующие в обмене веществ химические соединения.

Метаморфбз (греч. *metamorphosis* – превращение, преобразование), *син.* непрямое развитие, полное превращение – скачкообразные, глубокие преобразования строения организма в ходе развития у многих животных, обычно связанные с резкой сменой их образа жизни или жизненного цикла в онтогенезе. Это может быть превращение личинки во взрослую особь; у растений метаморфозом называют изменения строения некоторых органов (*листьев, стебля*).

Метисы (лат. *mixticius* – смешанный) – потомство от смешанных браков людей различных рас, например метисы – потомство от браков представителей европеоидной расы с индейцами, мулаты – европейцев с неграми, самбо – индейцев с неграми.

Метод молекулярных часов – метод определения степени родства видов по времени отхождения от общего ствола предка, основанный на том положении, что точечные мутации в молекулах ДНК у потомков происходят с постоянной скоростью и не отбраковываются естественным отбором. С помощью метода, например, определено, что предки человека и шимпанзе разделились около 5 млн лет назад, а отделение горилл и орангутанов произошло еще раньше.

Мечников Илья Ильич (1845–1916) – выдающийся отечественный биолог и патолог, иммунолог и бактериолог, создатель фагоцитарной теории иммунитета, основатель российской школы микробиологов и иммунологов. В начале своей научной работы Мечников (1865) занимался сравнительной эмбриологией. В частности, исследовав развитие головоногих моллюсков, он впервые описал у беспозвоночных наличие в эмбриональном развитии трех зародышевых листков, хорошо изученных у позвоночных животных, тем самым было доказано единство развития позвоночных и беспозвоночных. За эти исследования ученый в 1867 г. вместе с А. Ковалевским получил премию К. Бэра, присуждавшуюся за выдающиеся работы по эмбриологии. Несколько лет спустя Мечников открыл внутриклеточное пищеварение в кишечной полости планарий (*ресничных червей*) и свободных амебоцитов у других беспозвоночных. Знаменательным этапом в его научной деятельности явилось изучение личинок морских звезд, в которых он обнаружил такие же амебоциты, переваривающие органические вещества. Искусственно вводя в тело этих личинок чужеродные тела и обнаружив их разрушение, Мечников предположил, что амебоциты должны выполнять иммунологическую функцию, и занялся исследованиями фагоцитов крови и соединительной ткани у всех видов животных и человека. Эти работы высоко оценил Л. Пастер и в 1888 г. предложил Мечникову возглавить иммунологическую лабораторию в Пастеровском институте. Работая в течение 25 лет в Париже, ученый исследовал роль фагоцитов в иммунитете при различных инфекционных заболеваниях. Установил, что в крови и тканях организма фагоцитами являются нейтрофилы, эозинофилы, базофилы (*микрофаги*), моноциты крови, гистиоциты и ретикуло-эндотелиальные клетки (*макрофаги*). Обнаружил, что фагоцитоз может быть завершенным и незавершенным. Итоги своей кропотливой работы в этом направлении он подвел в монографии «Невосприимчивость в инфекционных болезнях» (1901). В 1908 г. И. Мечникову совместно с П. Эрлихом была присуждена Нобелевская премия за открытие того факта, что иммунитет к патогенным микробам обусловлен фагоцитами и антителами. Вторая область научных интересов ученого была связана с разработкой проблем этиологии и эпидемиологии туберкулеза, сифилиса, паразитарных тифов и других инфекционных болезней.

Знаменательным в научной деятельности И. Мечникова явилось и то, что он первым коснулся важнейшего вопроса о продлении жизни человека. В своей теории ортобиоза он утверждал, что процессы старения вызываются ядовитыми продуктами метаболизма гнилостной микрофлоры толстого кишечника, которые, всасываясь в кровь, хронически отравляют организм. В связи с этим И. Мечников предложил систематически употреблять болгарскую простоквашу, молочнокислые бактерии которой вытесняют кишечные палочки. В последующем, однако, оказалось, что болгарская молочнокислая бацилла «приживается только в кишечнике долгожителей-болгар», но, главное, превращает лактозу простокваши в бесполезную для людей правовращающую Д-форму молочной кислоты. Мечниковскую простоквашу теперь заменили ряженка, кефир, йогурт, ацидофилин, прочие напитки с молочнокислыми симбионтами и специальные биопрепараты из нормальных симбионтов микрофлоры кишечника (*бифидумбактерин*, *лактобактерин*, *бификол*), которые используются также для лечения дисбактериозов.

Миелóма – рак, вызванный В-клетками иммунной системы.

Микроорганизмы – микроскопические организмы, отличающиеся индивидуальной клеточной организацией (*простейшие, грибки, бактерии*), и вирусы, не имеющие клеточного строения.

Микроэволюция – совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида, приводящих к изменениям их генофондов и образованию новых видов. Такое понимание микроэволюции предложил в 1938 г. Н.В. Тимофеев-Ресовский. Микроэволюция происходит на основе мутационной изменчивости под контролем естественного отбора. Мутации – единственный источник появления качественно новых признаков, отбор – единственный творческий фактор микроэволюции, направляющий элементарные эволюционные изменения по пути адаптации организмов к изменяющимся условиям окружающей среды. Микроэволюция может вести либо к изменению всего генофонда биологического вида, либо к обособлению популяции от родительского вида и возникновению новых подвидовых образований.

Микроэлементы – химические элементы, находящиеся в тканях животных и растительных организмов в концентрациях 10^{-3} – 10^{-5} %. Те из них, которые содержатся в меньшем количестве, изредка называют *ультрамикроэлементами*. К биогенным микроэлементам, играющим важную роль в жизнедеятельности организмов, относятся:

тельности организмов, относят: железо (Fe), медь (Cu), цинк (Zn), йод (I), марганец (Mn), кобальт (Co), молибден (Mo), селен (Se), хром (Cr), никель (Ni), олово (Sn), кремний (Si), фтор (F) и ванадий (V). Большинство биологически значимых микроэлементов входят в состав ферментов, витаминов, гормонов, дыхательных пигментов.

Мировоззрение – взгляд на мир или представление о мире, т.е. система взглядов человека на жизнь, природу и общество, его место в них, характер отношения к окружающей среде. Согласно современным представлениям, мировоззрение человека обусловлено материальными и духовными потребностями, однако то, как и каким образом он поступает, удовлетворяя их, зависит от его жизненных ценностей.

Миссенс-мутация, *син.* мутация с изменением смысла – мутация, в результате которой кодон, кодирующий какую-либо аминокислоту, изменяется с образованием кодона, кодирующего другую аминокислоту. Примером миссенс-мутаций является серповидно-клеточная анемия – генетическое заболевание, обусловленное заменой одного нуклеотида в кодоне, который соответствует шестой аминокислоте в β -цепи молекулы гемоглобина. У индивидуумов, гомозиготных по мутантному гену (*S/S*), эритроциты имеют необычную серповидную форму, что связано с искажением конформации молекулы гемоглобина вследствие замены в ней аминокислоты валина на глутаминовую кислоту.

Митоз (*греч.* mitos – нить), *син.* кариокинез, не прямое деление клетки – способ репродукции (*воспроизведения*) клеток человека, животных и растений; свойствен также некоторым одноклеточным простейшим организмам. Митоз включает четыре фазы – про-, мета-, ана- и телофазу. В короткий интервал времени продолжительностью 0,5 ч в клетке происходит очень много событий.

Так, в *профазе* протекает быстрая конденсация хромосом, и они превращаются в тонкие интенсивно окрашивающиеся двойные нити, связанные между собой (*отсюда и название – митоз*). Синтез РНК на них прекращается, резко снижается образование белка. Исчезает ядрышко. Представленные парными центриолями диплосомы расходятся к полюсам клетки, и организуется митотическое веретено. Ядерная оболочка разбирается и превращается в компоненты эндоплазматического комплекса, а ядерные поры становятся отдельными белковыми компонентами. Эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи распадаются на везикулы.

В *метафазе* хромосомы максимально конденсируются и выстраиваются в области экватора веретена. Если смотреть на них с полюса веретена, то они образуют структуру, напоминающую звезду, а сбоку – пластинку. К концу метафазы сестринские хромосомы отделяются друг от друга, однако сохраняют связь в области центромеры, где удвоение ДНК еще не произошло.

В *анафазе* происходит расхождение дочерних хромосом к полюсам митотического веретена.

В *телофазе* вокруг каждой хромосомы возникает двойная оболочка, и они, сливаясь друг с другом, образуют в клетке два диплоидных ядра. Позднее в ядре появляются ядрышки. Получаются они из ядрышкообразующих районов пяти пар хромосом. В поздней телофазе происходит разделение цитоплазмы между ядрами на две обособляющиеся части, что называют *цитотомией*. Данный процесс осуществляется за счет сжимания актомиозинового кольца, формирующегося на экваторе клетки. После цитотомии восстанавливаются эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи.

Митоз обеспечивает возможность образования генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность хромосом в ряду клеточных поколений. Это достигается сочетанием двух основных процессов – идентичной редупликацией (*удвоением*) хромосом и их равномерным распределением между дочерними клетками.

Митотический цикл – см. Клеточный цикл.

Митотическое веретено, *син.* веретено деления – структура, состоящая из микротрубочек и белков, ассоциированных с ними. Митотическое веретено появляется в цитоплазме на стадии профазы. Его сборка контролируется двумя митотическими центрами, которые образуют полюсы веретена. В животных клетках митотические центры обычно ассоциированы с центриолями (*удвоение центриолей происходит в ходе S-периода клеточного цикла*). Полярные микротрубочки растут не из самих центриолей, а из окружающего их аморфного материала. Дополнительным центром организации микротрубочек является кинетохор, который находится в центромере каждой хроматиды. В зависимости от прикрепления к другим клеточным структурам микротрубочки веретена подразделяются на три группы: *хромосомные* (*кинетохорные, или тянущие*) образуются из кинетохора хроматид и связывают его с одним из полюсов; *центральные* возникают из полярных центров-организаторов и связывают между собой оба полюса;

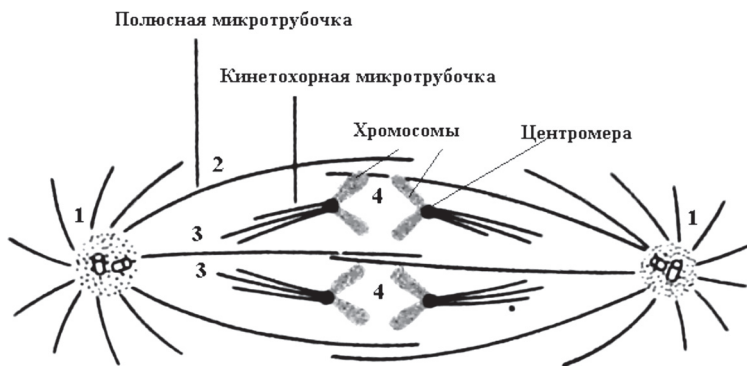


Рис. 14. Митотическое веретено в ранней анафазе клеточного деления:
1 – центриоли; 2 – полюсная микротрубочка; 3 – кинетохорная микротрубочка; 4 – хромосома

полярные образуются из полярных центров-организаторов и оканчиваются в цитоплазме (рис. 14). В начале прометафазы, когда распадается ядерная оболочка, к каждой хроматиде присоединяется отдельная группа нитей веретена. Нити, состоящие из микротрубочек, расходятся от кинетохоров каждой хромосомы в противоположных направлениях. Они служат для ориентирования хромосом относительно веретена в метафазе, а позднее в анафазе – для передачи сил, заставляющих хроматиды двигаться к противоположным направлениям. Таким образом, митотическое веретено обеспечивает расхождение хроматид (*хромосом*) к полюсам.

Митохондриальная хромосома – циркулярно-замкнутая молекула ДНК. В ее состав входят 16 569 пар нуклеотидов, включающих 37 генов, которые контролируют синтез двух молекул рРНК, 22 типа тРНК и 13 различных белков и ферментов, участвующих в процессах окислительного фосфорилирования. В каждой митохондрии может быть 5–10 таких циркулярно-замкнутых копий ДНК. В митохондриальных генах нет интронов и отсутствуют системы репарации ДНК, вследствие чего мутации в мтДНК возникают примерно в 10 раз чаще, чем в ядерных генах. Митохондрии передаются потомкам через яйцеклетку. В связи с этим митохондриальный геном всех людей, кроме близких родственников по женской линии, различен, что дает возможность использовать анализ мтДНК для генетической идентификации личности и установления родства.

Митохондриальные болезни – соматические и наследственные болезни, обусловленные мутациями митохондриальных генов. В настоящее время известно более 200 болезней, связанных с мутациями митохондриальной ДНК с крайне разнообразной симптоматикой. Многие из них являются причиной наследственной слепоты, глухоты, диабета, врожденного бесплодия женщин. Все они передаются по материнской линии, как и сами митохондрии. Есть основания считать, что по мере накопления мутаций мтДНК в соматических клетках индивидуума в них идет процесс разбалансирования, который является одной из основных причин старения организма. Важность этой медицинской проблемы подтверждается тем, что в мире создано более десяти международных организаций по изучению митохондрий, а на базе Калифорнийского университета в Сан-Диего (*США*) ежегодно проводятся научные конференции «Mitochondria».

Митохондрии (*лат.* mitos – нить, chondrion – зернышко, крупинка) – нити или мельчайшие зернышки размером около 1–2 мкм в диаметре, находящиеся в большом количестве почти во всех эукариотических клетках. Обычно в клетке содержится около 2 тыс. митохондрий, что составляет 25 % от общего объема клетки. Матрикс митохондрии, в который входят белок, ДНК и рибосомы, ограничен двумя мембранами – гладкой внешней и складчатой внутренней, имеющей очень большую поверхность. Складки внутренней мембраны глубоко входят в матрикс митохондрий, образуя поперечные перегородки – кристы. Пространство между внешней и внутренней мембранами обычно называют *межмембранным пространством* (рис. 15).

Различные типы клеток отличаются друг от друга как по количеству и форме митохондрий, так и по количеству крист. Особенно много крист имеют митохондрии в тканях с активными окислительными процессами, например в сердечной мышце. Мембраны митохондрий содержат интегральные мембранные белки.

Во внешнюю мембрану входят порины, которые образуют поры и делают мембраны проницаемыми для веществ с молекулярной массой до 10 кД.

Во внутренней мембране содержится очень большое количество белков (75 %), в состав которых входят транспортные белки-переносчики, ферменты, компоненты дыхательной цепи и АТФ-синтаза. Кроме того, в ней содержится необычный фосфолипид кардиолипин. В отличие от внешней мембраны, вну-

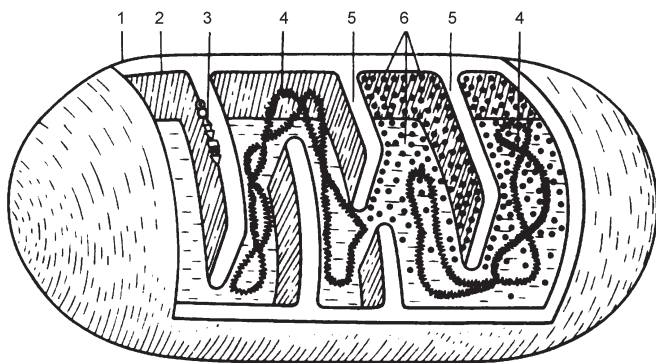


Рис. 15. Схема строения митохондрии:

1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – ферменты; 4 – кольцевые молекулы ДНК; 5 – кристы; 6 – рибосомы

твенная непроницаема для большинства молекул; исключения составляют O_2 , CO_2 , H_2O .

В матриксе, как и в мембранах, тоже много белков, особенно ферментов цитратного цикла.

В митохондриях, являющихся «силовой станцией» клетки, происходит синтез большей части АТФ. В них локализованы метаболические процессы превращения пирувата в ацетил КоА, цитратный цикл, дыхательная цепь, сопряженная с синтезом АТФ, ферменты, участвующие в расщеплении жирных кислот путем β -окисления. Вместе с этим митохондрии поставляют клетке продукты промежуточного метаболизма и являются депо ионов кальция. Главной функцией митондрий является захват богатых энергией субстратов из цитоплазмы и их окислительное расщепление с образованием CO_2 и H_2O , сопряженное с синтезом АТФ.

Реакции цитратного цикла приводят к полному окислению углеродсодержащих соединений и образованию восстановительных эквивалентов, главным образом, в виде восстановленных коферментов. Большинство этих процессов протекает в матриксе. Ферменты дыхательной цепи, которые реокисляют восстановленные коферменты, локализованы во внутренней мембране митондрий. В качестве доноров электронов для восстановления кислорода и образования воды используется НАДН и связанный с ферментом ФАДН₂. Эта высокоэнергетическая реакция является многоступенчатой и сопряжена с

переносом протонов (H^+) через внутреннюю мембрану из матрикса в межмембранное пространство. В результате на внутренней мембране создается электрохимический градиент, используемый клеткой в синтезе АТФ из АДФ и как движущая сила в ряде транспортных систем. Для работы митохондрий требуется около 700 различных белков, но только 5 % из них закодированы в собственном геноме органеллы. Остальные белки импортируются из цитоплазмы.

Продолжительность жизни митохондрий около 10 дней. Состарившиеся органеллы разрушаются в собственных лизозомах. Размножаются митохондрии путем деления. Наследуются исключительно по материнской линии.

Мишён – молекула, клетка, микроорганизм, другой биологический объект.

Множественные аллели – наличие у популяции (или у вида) более двух аллелей одного и того же гена, например группы крови системы АВ0 определяются тремя аллелями: I^0 , I^A , I^B . Различные сочетания этих аллелей в генотипе человека определяют 1, 2, 3 и 4-ю группы крови. Таким образом, понятие множественного аллелизма относится только к определенной популяции, а не к отдельной особи, которая всегда имеет в своем генотипе только два аллеля одного гена из целого ряда аллелей, содержащихся в генофонде популяции.

Мобильные генетические элементы – генетические элементы, способные к миграции в пределах одного репликона или мигрирующие из одной единицы репликации (*генома*) в другую (*плазмиды и хромосомы*). Они могут занимать разные локусы, а при внедрении в регуляторные последовательности оперонов вызывать мутационные повреждения. У бактерий и других прокариот среди транспозонов различают IS-элементы (*insertion sequences – вставочные последовательности*), собственно транспозоны. IS-элементы состоят из 750–1500 пар азотистых оснований с идентичными на обоих концах инвертированными повторами небольшого числа пар азотистых оснований с зеркальной относительно друг друга последовательностью. В их составе содержатся гены, кодирующие белки, обеспечивающие процесс транспозиции.

Более сложны по структуре собственно транспозоны. Наряду с генами транспозиции они содержат гены, детерминирующие у бактерий лекарственную резистентность, токсинообразование, утилизацию определенного углевода и ограничивающие их инвертированные или прямые повторы, которые часто

представлены IS-элементами или IS-подобными элементами. Кроме транспозирующих элементов есть и другие мобильные элементы, обладающие уникальной структурой и необычными свойствами, например FB-элементы (*fad – bach*) дрозофилы и многих беспозвоночных, способные перемещаться как независимые автономные единицы вместе с другими сегментами генома.

Моделирование – метод исследования, при котором изучается не сам объект исследования, а близкий ему по свойствам или другим признакам модель-объект.

Модель (лат. *modulus* – мера, образец) – любой аналог-образ, в том числе мысленный или условный (*изображение, описание, схема, чертеж, график, план, карта* и т.п.), какого-либо объекта, процесса или явления, используемый в качестве его «заместителя», «представителя». Модель – упрощенное представление реальной системы, для которой характерно бесконечное число связей с окружающей средой. Упрощение позволяет ограничить число связей и выбрать те из них, которые нам представляются наиболее важными. Далее с помощью ЭВМ осуществляется компьютерное моделирование (*исследование*) динамики поведения системы в различных ситуациях и прогнозирование ее поведения в будущем.

Модификационный размах – широта модификационных изменений признака, характеризующаяся по крайним отклонениям от его усредненного проявления.

Модификация (лат. *modificatio* – изменение) – ненаследуемая фенотипическая изменчивость морфологических и физиологических свойств организмов, формирующаяся под влиянием разнообразных факторов окружающей среды в процессе онтогенеза, несвязанная с переструктурированием генотипа. Спектр, выраженность, длительность фенотипических проявлений при модификациях ограничены фенотипом и, естественно, у разных видов организмов неодинаковы. В этой связи модификации бывают лабильные (*кратковременные*) и стабильные (*длительные*). Возникающие в результате модификации новые признаки и свойства рано или поздно утрачиваются, поэтому в отличие от мутаций модификационная изменчивость существенной роли в эволюционном процессе организмов не играет. Изменчивость биологических свойств, возникающая в результате модификаций, существенно не отражается на уровне жизнедеятельности, но позволяет организму адаптироваться к меняющимся условиям и выживать в неблагоприятной среде. Например, количество эритроцитов в орга-

низме животных и человека обусловлено генетически, но может варьировать в допустимых генотипом пределах нормы реакции при изменениях парциального давления кислорода.

Модификация посттрансляционная – изменение первичной структуры белковой молекулы, происходящее после ее синтеза.

Модифицируемость – свойство каждого генотипа (*организма*) реагировать разным образом на изменяющиеся условия развития. Происходящие при этом изменения фенотипа называют *модификациями*. Наследственная основа модифицируемости связана генотипической нормой реакции.

Мódус (лат. *modus* – вид, мера, способ) – философский термин, обозначающий свойство предмета, присущее ему в некоторых состояниях, в отличие от атрибута – неотъемлемого свойства предмета.

Модуляция (лат. *modulatio* – мерность, размеренность) – размеренное, закономерное изменение, перемена состояния; преобразование величин, характеризующих какой-либо регуляторный процесс.

Мозáик (фр. *mosaïque* – химера) – индивид, содержащий клетки с различными хромосомными наборами.

Мозаицизм, *син.* мозаичность – одновременное проявление у одной и той же особи двух или более в норме взаимоисключающих признаков. Особь, обладающая такими признаками, называется *мозаиком*. Например, у человека известны случаи мозаичной (*пятнистой*) пигментации волос, глаз, наличия кариотипически различных соматических клеток или разных генетических вариантов белков.

Молекулярная диагностика – определение видовой принадлежности возбудителей инфекционных болезней с помощью гибридизации нуклеиновых кислот и полимеразной цепной реакции.

Мониторинг (англ. *monitor* – предостерегающий) – система непрерывных наблюдений, на основе которой дается оценка состояния биосферы, генетического груза, рождаемости, смертности, состояния здоровья людей и пр.

Моногибридное скрещивание – скрещивание, в котором родительские организмы отличаются по аллелям одного гена (А,а) или по одной паре альтернативных (*взаимоисключающих*) признаков.

Моносо́мия (греч. *monos* – один, *soma* – тело) – состояние клетки, при котором хромосома какой-либо пары представлена в единственном числе.

Мóрган Томас Хант (1866–1945) – американский биолог, с именем которого связано бурное развитие науки о наследственности. Мировое признание Т. Морган получил, экспериментально подтвердив гипотезу В. Сэттона (*США*) и Т. Бовери (*Германия*) о локализации генов в хромосомах. Для этого Т. Морган и сотрудники его лаборатории использовали мушку-дрозофилу, в экспериментах на которой показали тесную связь наследования определенных генов ее хромосом и признаков, которые они детерминируют. Ими было показано также наличие во всех четырех парах хромосом парных двойных (*аллельных*) доминантных, рецессивных или доминантно-рецессивных генов, один из которых наследуется от одного, а другой – от другого родителя. Кроме того, ученые доказали, что в каждой хромосоме находится много генов в виде дискретных (*корпускулярных*) частиц, и все они, располагаясь в линейном порядке, образуют группу сцепления. Стало очевидно, что единицами информации, передаваемой потомству, являются хромосомы, которые при образовании половых клеток могут комбинироваться в самых различных и, что очень важно, многочисленных сочетаниях.

Т. Морганом было также установлено, что между гомологичными парами хромосом происходит непрерывный обмен участками (кроссинговер) и, как следствие этого, рекомбинативная изменчивость наследственного материала.

В 1933 г. Т. Моргану была присуждена Нобелевская премия «за открытие функций хромосом как носителей наследственности».

Морфогенéз (*греч.* morphe – вид, форма, genesis – происхождение), *син.* формообразование – возникновение в организме новых форм и структур в онто- и филогенезе. Формообразование начинается с оплодотворения и интенсивно продолжается во внутриутробном периоде. После рождения образуются и преобразовываются различные структуры. Так, формирование иммунной системы и печени завершается к 16 годам, нервной системы и головного мозга – к 20, мышечной системы и скелета – к 22 годам.

Муковисцидóз (*лат.* muscus – слизистый, viscidus – липкий), *син.* кистозный фиброз – аутомомно-рецессивная болезнь, в основе которой лежит мутация в гене муковисцидоза, детерминирующем образование трансмембранного белка, регулирующего активный транспорт хлора и натрия через мембраны всех эпителиальных клеток. Ген муковисцидоза локализован в 7-й хромосоме, его размер составляет 260 тыс. пар нуклеотидов. Нарушение функции трансмембранного регулятора

проводимости приводит к избыточному выведению из организма ионов хлора и натрия, в результате чего происходит гиперсекреция густой, липкой слизи в клетках экзокринной части поджелудочной железы, эпителии бронхов, слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта. Выводные протоки желез закупориваются слизью, образуются кисты. Болезнь чаще всего проявляется в трех формах: кишечной (5 %), бронхолегочной (15–20 %) и легочно-кишечной (75–80 %).

Мулаты (*исп.* mulato) – потомки от браков представителей европеоидной расы с неграми.

Мультифакториальные болезни – см. Болезни мультифакториальные.

Мутагенез, или мутационный процесс – процесс формирования мутаций под действием мутагенных факторов, повреждающих наследственный материал или нарушающих его функционирование. Мутагенез, проявляющийся без видимых внешних причин, называют *спонтанным*, а вызванный физическими, химическими и биологическими факторами, превышающими по силе воздействия допустимые пределы, – *индуцированным*.

Мутагены (*лат.* mutatio – изменение, перемена) – физические, химические и биологические факторы, вызывающие наследственные изменения – мутации.

Мутант (*лат.* mutans, mutantis – изменяющий, изменяющийся) – организм, несущий мутантный аллель.

Мутантный ген – имеющий отличия в последовательности нуклеотидов сравнительно с исходным геном.

Мутации (*лат.* mutatio – изменение, перемена) – внезапные, спонтанные или индуцированные (*искусственно вызванные*) нарушения структуры наследственного материала, приводящие к развитию опухолей, снижению продолжительности жизни, бесплодию, увеличению генетического груза и наследственных болезней. Известны также нейтральные мутации (*молчащие*), не сопровождающиеся изменением фенотипа. По влиянию на жизнеспособность организма, мутации разделяют на четыре типа: полезные, нейтральные, вредные, летальные (*смертельные*). Большинство возникающих мутаций – вредные. Они возникают в тысячи раз чаще, чем полезные. Мутации, связанные с изменением последовательности нуклеотидов в ДНК, происходят спонтанно, постоянно и в случайных местах генома при репликации ДНК, рекомбина-

ции и перемещении мобильных генов. Частота (*скорость*) возникновения мутаций в гене – $1 \cdot 10^{-6}$ – $1 \cdot 10^{-7}$, т.е. одна мутация в определенном гене может встретиться в популяции с численностью особей от одного до 10 млн особей.

Мутация генная – изменение последовательности нуклеотидов в определенном гене.

Мутация геномная – изменение числа хромосом (*кратное гаплоидному – полиплоидия, некротное – анеуплоидия*).

Мутация динамическая – мутация по типу экспансии тандемных тринуклеотидных повторов.

Мутация мажорная – встречается с высокой частотой в определенной популяции.

Мутация миссенс (см. Миссенс-мутация) – замена нуклеотида, сопровождающаяся изменением аминокислотного шифра кодона, что ведет к замене аминокислоты в составе белка.

Мутация молчащая – такое изменение в нуклеотидной последовательности, которое приводит к образованию синонимичного кодона, в результате аминокислотная последовательность кодируемого белка не изменяется. Молчащие мутации чаще всего обусловлены изменением азотистых оснований в третьем положении кодона.

Мутация нонсенс – замена нуклеотида, приводящая к замещению информационно значимого кодона на стоп-кодон и сопровождающаяся преждевременным обрывом трансляции (синтеза белка).

Мутация нулевая – мутация, приводящая к отсутствию синтеза сколько-нибудь функционально значимого продукта.

Мутация регуляторная – мутация, затрагивающая регуляторные последовательности гена и нарушающая его экспрессию.

Мутация со сдвигом рамки – мутация, приводящая к нарушению нормального отсчета кодирующих триплетов (*делеции или вставки участков молекулы ДНК, размеры которых не кратны трем основаниям*).

Мутация сплайсинговая – мутация, затрагивающая сайт сплайсинга и приводящая к неправильному вырезанию интрона либо к удалению из молекулы РНК информационно значимой экзонной последовательности.

Мутация структурная – мутация, приводящая к протяженному (*мульти-нуклеотидному*) дефекту гена.

Мутация точковая (точечная) – мутация, затрагивающая один-два нуклеотида.

Мутация хромосомная – любое нарушение структуры хромосом (*делеция, дупликация, инверсия, транслокация*).

Мутон (*лат. muto – изменять*) – единица мутирования в гене (*пара комплементарных азотистых оснований*).

Мышление системное – форма мышления, учитывающая всесторонность, взаимосвязанность, целостность, многоаспектность и другие положения системного подхода, в отличие от детского, узкого синкретического мышления. Мышление представляет собой процесс познавательной деятельности, отражение общих свойств предметов и явлений, поиск (*понимание*) взаимосвязей и взаимоотношений между ними. Форма и законы мышления изучаются философией, логикой, а механизмы его протекания – психологией и нейрофизиологией.

Н

НАД (никотинамидадениндинуклеотид) – кофермент НАДН-дегидрогеназы, наиболее важный переносчик водорода в катаболических реакциях у животных организмов. Существует в двух формах: окисленной (НАД^+) и восстановленной ($\text{НАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$). У растительных организмов, наряду с НАД, в процессах обмена веществ участвует НАДФ (*никотинамид-адениндинуклеотидфосфат*), который также существует в двух формах (рис. 16).

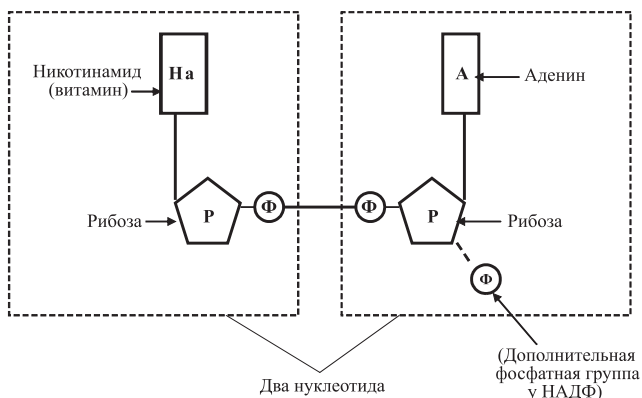


Рис. 16. Схема структурной организации НАД и НАДФ

Наслédование – передача генетической информации от одного поколения к другому. Внешне наследуются признаки, а на самом деле – гены, определяющие эти признаки. В основе наследования лежат сложные процессы комбинации генетического материала при кроссинговере, расхождении хромосом во время мейоза и слиянии половых клеток при оплодотворении. В зависимости от расположения генов в клетке различают ядерное наследование (*гены в хромосоме ядра*) и внеядерное, или цитоплазматическое (*гены митохондрий и хлоропластов*). Ядерное наследование подразделяют на аутосомное (*гены расположены в аутосомах*) и наследование, сцепленное с полом (*X- и Y-хромосом*).

Наследование нетрадиционное – наследование, которое, строго говоря, нельзя отнести к моногенному или полигенному варианту. К нетрадиционному наследованию принято относить четыре группы наследственных болезней: митохондриальные болезни, пероксисомные, болезни геномного импринтинга, экспансии тринуклеотидных повторов.

Наследование, сцепленное с полом, – передача генов, локализованных на половых хромосомах, или признаков, контролируемых этими генами. У человека половые хромосомы сильно различаются по размерам и количеству расположенных на них генов. При этом они имеют как общие (*гомологичные*), так и негомологичные участки. В связи с этим наблюдается три типа наследования, сцепленного с полом: полное, сцепленное с полом, неполное и голандрическое – сцепленное с Y-хромосомой.

При *полном сцеплении* с полом гены, локализованные в X-хромосоме, находятся у особей гетерогаметного пола в гемизиготном состоянии. В связи с этим при гибридологическом анализе в одном из реципрокных скрещиваний уже в первом поколении наблюдают расщепление по фенотипу: признак матери передается только сыновьям, а признак отца – только дочерям. Такой тип наследования называют *крис-кросс* (*крест-накрест*).

Неполное сцепление с полом обусловлено наличием аллелей одинаковых генов как в X-, так и в Y-хромосоме.

При гибридологическом анализе наблюдается формальное соответствие получаемых результатов 1-му и 2-му законам Менделя. Характерная особенность данного типа наследования состоит в том, что рецессивный признак передается от бабушек только внукам, а от дедушек только внукам.

Наследственная болезнь – болезнь, для которой причинным фактором является генная, хромосомная или геномная мутации.

Наслédственность – способность при размножении (*вегетативном и половом*) передавать потомству те же или сходные признаки и свойства, которые закодированы в генетическом материале организма и определяются его генотипом. Генотип – это совокупность самовоспроизводящихся структур (*генетических детерминант, генов*), которыми обладает клетка. Различают истинный генотип и плазмотип.

Истинный генотип – сумма генов, имеющихсся в хромосомах. Функция хромосом – передача жизненно важных свойств клеток в ряду поколений.

Плазмотип – совокупность внехромосомных генов (*плазмид*). Функция плазмоти́па – передача нежизненно важных свойств, обладая которыми клетка может получать определенные преимущества.

Наследственность скрытая – мутации, происходящие в генах, кодирующих белки, но не проявляющиеся фенотипически до определенного времени. Механизмом, целенаправленно препятствующим проявлению мутаций у эукариот, являются белки-шапероны (см. Шапероны), которые «исправляют» структуру белков с измененной аминокислотной последовательностью. Существование скрытой наследственности было впервые обнаружено Н.В. Тимофеевым-Ресовским, который для ее обозначения ввел понятия *пенетрантность* и *экспрессивность*.

Наследственные задатки – фенотипическое проявление наследственных признаков, свойств, контролируемых генами. Н.В. Тимофеев-Ресовский различал следующие три группы генетических факторов, ответственных за проявление наследственных задатков: главные гены, ведущие к образованию признаков; гены-модификаторы, оказывающие воздействие на фенотипическое проявление задатков; гены, влияющие на готовность тканей и структур реагировать на действие главного гена и определяющие диапазон и направление изменчивости признаков.

Наслédуемость (*англ. heritability*) – понятие, отражающее вклад только генетических факторов в фенотипическое проявление конкретного признака (*т.е. без учета влияния среды*). Вклад их выражается показателем, варьирующим по величине от 0 до 1. Чем ниже уровень наследуемости признака, тем

меньше роль генотипа в его изменчивости. Если наследуемость приближается к 1 (100 %), то фенотипическая изменчивость признака почти полностью определяется наследственными факторами.

Настии (*греч. nastos* – уплотненный) – сложные движения плоских органов растений (*листьев, лепестков, плодовых корзинок*), обусловленные быстрыми изменениями упругости (*тургора*) их клеток в ответ на опосредованное действие факторов внешней среды, например суточное изменение освещенности, влажности, температуры, давления воздуха. Настийные движения органов растения могут также провоцироваться механическими раздражителями, как например у мимозы стыдливой (*после прикосновения через несколько секунд ее черенки опускаются, а листья складываются*).

Нативный (*лат. natus* – врожденный) – нетронутый, немодифицированный, сохранивший естественную структуру и свойства, например нативный белок, фермент.

Научная картина мира – системное представление о строении мира, возникновении и развитии.

Национальные парки – участки территории, выделенные для сохранения природы, в которых нет строгорежимных запретов их посещения.

Неаллельные гены – гены, расположенные в разных локусах (*местах*) как на гомологичных, так и на негомологичных хромосомах (*обозначаются разными буквами латинского алфавита*).

Некрóz (*греч. nekros* – мертвый) – омертвление, гибель в результате необратимого повреждения клеток, их ядер (*пикноз, кариолизис и кариорексис*), участка ткани, органа.

Нелинейные системы – колебательные системы, в которых протекающие процессы описываются нелинейными дифференциальными уравнениями. Все живые системы – нелинейные.

Неравновесные процессы (состояния) – физические процессы, самопроизвольно протекающие в одном направлении, например в сторону равномерного распределения вещества и теплоты. К неравновесным процессам, в частности, относится диффузия.

Никóль Шарль (1866–1936) – французский врач, микробиолог и паразитолог. Директор основанного им Пастеровского института в Тунисе. Труды Николя многогранны: он разработал питательную среду «три N» (кровяной агар Николя – Нови – Ниля) для выделения лейшманий и установил, что источником лейшманиоза могут быть собаки; совместно с Мансо

открыл возбудителя токсоплазмоза (1908–1909); предложил лечить корь сывороткой выздоравливающих (1919). Но особое значение в медицине имеют исследования ученого по паразитарным тифам. Он впервые заразил сыпным тифом шимпанзе и макака, используя кровь больных, и путем укусов платяными вшами, инфицированными возбудителем сыпного тифа (1909), доказав тем самым, что они и являются в естественных условиях переносчиками возбудителя. Наряду с этим Ш. Николь показал, что к возбудителю сыпного тифа чувствительны морские свинки, которых можно использовать в эксперименте для изучения механизма развития сыпного тифа и его диагностики. В 1928 г. Ш. Николь удостоился Нобелевской премии *«за работы по сыпному тифу»*, благодаря которым были найдены способы борьбы с платяной вошью и предотвращены эпидемии сыпного тифа в XX в.

Номенклатура – присвоение отличительных названий растениям, животным, грибам, бактериям, вирусам в их классификации.

Нóнсенс (англ. nonsense, лат. non – нет, sensus – смысл) – бессмыслица, нелепость.

Ноосфэра (греч. noos – разум, sphaira – шар) – управляемое сопряженное развитие общества и природы, контролируемый человеком процесс обмена веществ и энергии между ними. Термин «*ноосфера*» впервые употребил Э. Леруа в книге «Необходимость идеализма и факт эволюции» в 1927 г. Идею Леруа развил его друг, католический философ и палеонтолог Т. де Шарден в книге «Феномен человека» в 1930 г. Материалистическую концепцию ноосферы раскрыл В.И. Вернадский. В статье «Несколько слов о ноосфере» (1944) он писал: «*Биосфера переходит в ноосферу*». Он характеризовал ее как последнее из многих состояний эволюции биосферы в геологической истории, ход природных процессов в которой протекает уже не стихийно, а под влиянием научной мысли человека, с момента своего зарождения ставшего частью структуры биосферы, фактором ее эволюции и организованности. В учении В.И. Вернадского ноосфера – это часть биосферы, преобразованная человеческой мыслью и трудом в качественно новое состояние. Для ноосферы характерна тесная взаимосвязь законов природы, мышления и социально-экономических законов. В ней разумная человеческая деятельность становится определяющим фактором динамики общества и природы, когда разум имеет возможность направлять развитие биосферы в интересах человека, его будущего.

Норма реакции – генетически заданный диапазон (*широта, размах, спектр*) проявления признака, ответной реакции организма на внешние воздействия. Чем шире норма реакции признака, тем он и, соответственно, организм в целом лучше приспособлены к внезапным изменениям внешней среды. Размах нормы реакции зависит не от структурных генов, а от генов-регуляторов, которые в зависимости от условий внешней или внутренней среды, включают или выключают их.

Норма реакции в медицине – диапазон различных колебаний реакций организма на внешние воздействия без патологических отклонений.

Норма реакции узкая – стабильность признака при большом спектре колебаний окружающей среды. Примерами генов с узкой нормой реакции служат гены, контролирующие синтез антигенов главного комплекса гистосовместимости, антигенов групп крови (ABO, резус-системы и др.), курчавость волос, цвет глаз.

Норма реакции широкая – изменчивость признака в зависимости от параметров окружающей среды. Примерами генов с широкой нормой реакции являются гены, контролирующие изменение пигментации кожи при действии ультрафиолетовых лучей (*загар*).

Носитель – индивид, имеющий в генотипе такие два аллеля, из которых один – нормальный, а другой – обуславливает рецессивную болезнь, например женщина, передающая гемофилию, дальтонизм, мышечную дистрофию своему сыну через X-хромосому.

Нуклеиновые кислоты (полинуклеотиды) – высокомолекулярные органические соединения, образованные остатками нуклеотидов. В зависимости от того, какой углевод входит в состав нуклеиновых кислот – дезоксирибоза или рибоза – различают дезоксирибонуклеиновую (*ДНК*) и рибонуклеиновую (*РНК*) кислоты. Нуклеиновые кислоты содержатся в клетках всех организмов и выполняют важнейшие функции по хранению и передаче генетической информации, участвуют в механизмах ее реализации в процессе синтеза клеточных белков.

Нуклеозиды – гликозиды, в состав которых входят пуриновое или пиримидиновое основание и углевод рибоза или дезоксирибоза. Содержатся во всех живых организмах в структуре нуклеиновых кислот и нуклеотидов.

Нуклеопротейды – комплексы белков с нуклеиновыми кислотами. Составляют основу заключенного в ядрах клеток наследственного вещества – хроматина.

Нуклеотиды (*лат. nucleus* – ядро) – фосфорные эфиры нуклеозидов. Состоят из азотистого основания (*пуринового или пиримидинового*), углевода (*рибозы или дезоксирибозы*) и одного или нескольких остатков фосфорной кислоты. Нуклеотиды – составная часть нуклеиновых кислот, коферментов и других биологически активных соединений.

О

Области жизни – см. Биотоп.

Облегченная диффузия – перенос веществ в клетку по градиенту концентрации без затрат энергии, в котором участвуют ионные каналы мембраны или белки-переносчики (*транслоказы*), обладающие специфичностью к переносимым веществам.

Облигáтность (*лат. obligatus* – обязательный, неперменный) – вынужденная связь, без которой объект не может существовать.

Обмен веществ и энергии (*греч. metabola* – перемена, превращение), *син.* метаболизм – совокупность процессов превращения веществ и энергии, происходящих в живых организмах, обмен веществами и энергией между организмом и окружающей средой. В более узком смысле – промежуточный обмен, охватывающий всю совокупность ферментативных реакций, протекающих в клетках. Основу обмена веществ составляют взаимосвязанные процессы анаболизма (*синтеза*) и катаболизма (*распада*), направленные на непрерывное обновление живого материала и обеспечение его необходимой энергией. Любое заболевание сопровождается нарушениями обмена веществ.

Обобщение – мыслительная операция, которая завершает образование понятия, относя существенные признаки всему классу объектов.

Обратная связь – воздействие результатов функционирования какой-либо системы (*выхода системы*) на характер ее функционирования. В системах с обратной связью управление осуществляется путем регистрации отклонения показателя работы системы от его заданного (*желаемого*) значения. Различают положительную и отрицательную обратную связь. В первом случае отклонение, поданное на вход системы, усиливает ее работу, во втором – ослабляет.

Обратная связь отрицательная – свойство системы после прекращения внешнего возмущения возвращаться к первоначаль-

чальному состоянию. Независимо от своей природы все системы, имеющие стабильные характеристики, обладают отрицательной обратной связью. Наличие отрицательной обратной связи обеспечивает возможность возвращения значений тех или иных физиологических (*биохимических*) параметров в пределы нормы, поскольку информация о фактическом изменении регулируемой величины позволяет выявить рассогласование и восстановить соответствие действительного и необходимого значений регулируемого параметра. Лежит в основе саморегуляции гомостатических констант, артериального давления крови «по отклонению».

Обратная связь положительная – связь выхода системы с ее входом через усилительное звено с положительным коэффициентом усиления. Положительная обратная связь обеспечивает возможность управления значительными потоками энергии, затрачивая малые энергетические ресурсы.

Обратная транскриптаза (ОТ), син. РНК-зависимая ДНК-полимераза – фермент, катализирующий комплементарное копирование РНК с образованием ДНК. Обратная транскриптаза присутствует в РНК-содержащем семействе ретровирусов и активируется только после их внедрения в клетку, когда высвобождается вирионная РНК. Синтез ДНК-транскриптов с участием обратной транскриптазы происходит в три этапа: синтез на РНК одной нити ДНК; ферментативное разрушение РНК-матрицы; синтез второй нити ДНК на ДНК-копии с последующим замыканием ее в кольцо и внедрением в клеточный геном с помощью вирусного фермента интегразы. Транскрибируются ретровирусы в геноме клетки РНК-полимеразой II на одной нити ДНК провируса. Явление обратной транскрипции независимо друг от друга открыли Г. Темин и Д. Балтимор.

Обратная транскрипция – процесс синтеза ДНК на одноцепочечной РНК, катализируемый группой ферментов, которые называются *обратными транскриптазами*. Насчитывают несколько групп обратных транскриптаз. Первыми среди них были открыты обратные транскриптазы у ретровирусов. В прокариотических и эукариотических клетках существуют три основных типа обратных транскриптаз: экзогенные обратные транскриптазы, привносимые в них ретровирусами; достаточно однородная группа теломераз; широкая группа обратных транскриптаз мобильных генетических элементов, митохондриальных геномов клеток, митохондриальных плазмид. Что касается обратных транскриптаз человека, то в настоящее

время эти ферменты наиболее широко представлены обратной транскриптазой, называемой *теломеразой* (см. Теломераза).

Объект (лат. *objectum* – предмет) – то, что противостоит субъекту, используется в его предметно-практической познавательной деятельности.

...**Оген** – суффикс, которым заканчиваются названия неактивных предшественников ферментов: пепсиноген, трипсиноген, фибриноген и др.

Однонуклеотидный полиморфизм – разнообразие нуклеотидной последовательности ДНК у разных людей по одной паре азотистых оснований.

Окисление биологическое – ферментативный процесс окисления, протекающий во всех клетках организмов в ходе обмена веществ. Катализируется ферментами, относящимися к классу оксидоредуктаз. Процесс окисления любого субстрата сопровождается переносом электронов или атома водорода от донора к акцептору. У гетеротрофных организмов донорами электронов обычно служат различные органические соединения, например глюкоза, жирные кислоты, некоторые аминокислоты. При аэробном окислении конечным акцептором электронов в цепи последовательных окислительно-восстановительных реакций является кислород. Такие реакции катализируют оксидазы. Окисление с использованием атмосферного кислорода происходит также в тканях. Роль тканевого дыхания чрезвычайно велика, так как именно благодаря ему в клетках создается запас основной части энергии, которая была заключена в сложных органических соединениях и трансформировалась в легкоутилизируемую свободную энергию фосфатной связи молекулы АТФ. У некоторых бактерий акцептором электронов могут быть богатые кислородом анионы, например NO_3^- , SO_4^{2-} или CO_2 . Это так называемое *анаэробное окисление*, т.е. окис+ление без использования кислорода.

Окислительное фосфорилирование – наиболее важный путь синтеза АТФ. В этом процессе электроны переносятся с восстановленных коферментов (НАДН), образующихся в процессах катаболизма на атом кислорода. Такие экзоэргонические процессы катаболизма косвенным образом используются для синтеза АТФ (см. Хемоосмотическая теория).

Окружающая среда – среда обитания и деятельности человека; окружающий человека природный и созданный им материальный мир. Окружающая среда включает природ-

ную и искусственную (*техногенную*) среду, т.е. совокупность элементов среды, созданных из природных веществ трудом и сознательной волей человека (*здания, сооружения*), не имеющих аналогов в девственной природе.

Олигонуклеотид – короткая одонитевая молекула ДНК и РНК, состоящая из 16–30 нуклеотидов.

Омелянский Василий Леонидович (1867–1928) – один из корифеев мировой микробиологии, достойный продолжатель работ С.Н. Виноградского, положивший начало выяснению микробиологического механизма разложения целлюлозы (*клетчатки*) и пектиновых веществ, скапливающихся в растительных остатках. В работе «Гистологические и химические изменения стеблей льна при пектиновом и целлюлозном брожении» (1904) он впервые описал два вида анаэробных бактерий, полностью разрушающих волокна клетчатки: один из них расщеплял волокна с образованием метана и диоксида углерода, а другой – с выделением водорода и того же диоксида углерода, вследствие чего данные бактерии были названы им *метанобразующими* и *водородобразующими* бациллами. В природных условиях они играют большую роль в биологической очистке нечистот, разрушении целлюлозных элементов и отбросов на полях орошения, в биотермических камерах и т.д. Изучая пектиновое брожение, ученый отметил, что скрепленные пектином (*сложные полисахариды*) пучки волокон не расщепляются, а только распадаются на элементарные волокна. Это легло в основу технической операции, служащей для обработки лубяных волокон льна, конопли, кенафа, идущих на изготовление пряжи и тканей. Научные заслуги В.Л. Омелянского были признаны Петербургским университетом, присудившим ему степень доктора ботаники без защиты диссертации (1917) и Петербургской академией наук, избравшей его в 1910 г. членом-корреспондентом, а в 1923 г. – действительным членом.

Онкогены (*греч. onkos – нарост, опухоль*) – гены, обуславливающие превращение нормальных клеток в злокачественные. По гипотезе онкогена, предложенной Р. Хюбнером и Дж. Тодаро, в геноме каждой клетки организма новорожденных содержатся опероны онкогенных вирусов, способных детерминировать образование трансформирующего белка, индуцирующего злокачественное перерождение клеток. Этого не происходит потому, что после рождения ребенка они сразу же подавляются специальными репрессорами.

Активация онкогенов происходит только после их депрессии. Провоцирующими ее агентами могут явиться многие экзогенные и эндогенные факторы. В частности, репрессоры онкогенов могут быть сняты в процессе старения, изменения гормональной деятельности и действия таких мощных мутагенов, как диоксины, метилхолантрен и бензо(о)пирен, ионизирующая радиация, ультрафиолетовые лучи, магнитные и электромагнитные поля. Таким образом, по гипотезе онкогена, в основе опухолевого роста клеток лежит нарушение нормального функционирования генетического аппарата клеток (см. Противовирусный иммунитет).

Онтогенез (греч. *ontos* – сущее, *genesis* – происхождение) – индивидуальное развитие особи, вся совокупность ее преобразований от зарождения до конца жизни; совокупность морфогенетических и физиологических процессов, протекающих в организме и выражающихся в закономерной смене признаков и свойств с момента образования зиготы до смерти организма. Процесс перехода одной системы – клетки в другую – организм.

Оогенез (греч. *oov* – яйцо, *genesis* – развитие), *син.* овогенез – процесс развития яйцеклетки из первичной половой клетки (ППК). В процессе образования женских половых клеток выделяют следующие основные стадии: размножения, роста и созревания, или мейоз (рис. 17). Развитие яйцеклеток начинается в зачаточных половых железах в период эмбрионального развития зародыша. ППК человека образуются из клеток энтодермы желточного мешка на 27-й день эмбрионального развития женского организма и мигрируют в развивающийся яичник (*гонадные складки*).

На 46-й день беременности гонады претерпевают половую дифференцировку и становятся яичниками. ППК, мигрирующие в яичник и располагающиеся в его строме, называют *оогониями* (греч. *oov* – яйцо, *gone* – размножение). Это мультипотентные стволовые клетки, способные к многократному митотическому делению. У женского плода в первые месяцы внутриутробного развития оогонии интенсивно размножаются путем митоза, и приблизительно из 1700 ППК образуется около 7 млн оогониев. Это и есть стадия *размножения*.

Затем их деление прекращается и они дифференцируются в ооциты первого порядка, часть которых, начиная со 2-го месяца беременности, вступает в профазу 1-го мейотического деления. Однако большинство оогоний оказывается не в состоянии превратиться в ооциты первого порядка и после 7 месяцев

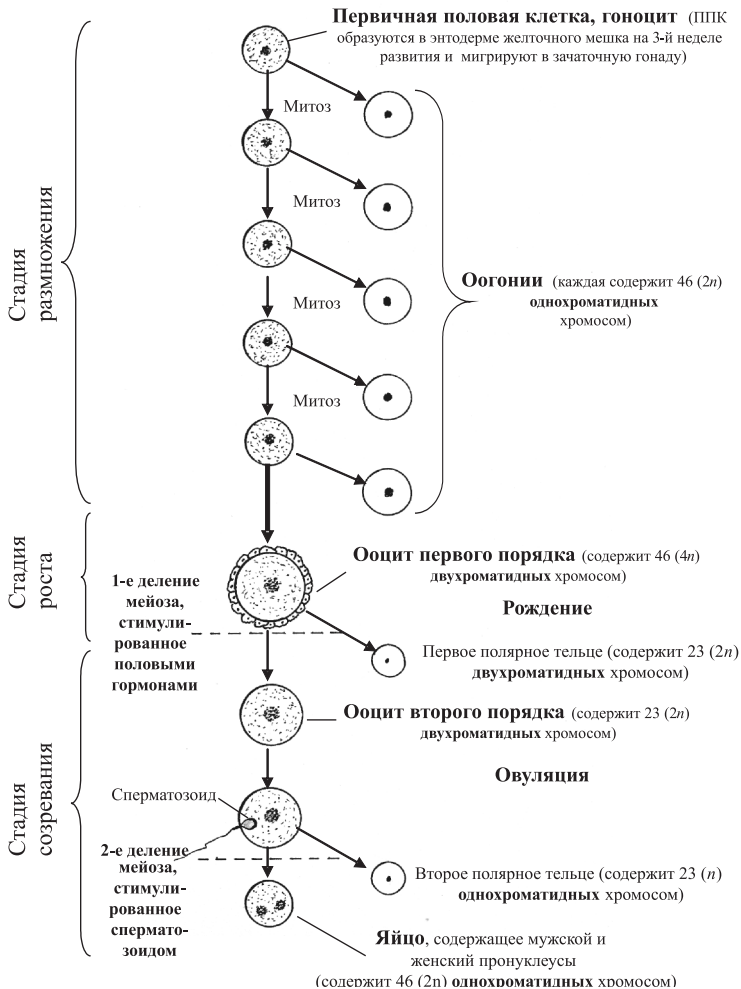


Рис. 17. Схема размножения, роста и созревания яйцеклетки человека

дегенерируют в яичнике, кроме того, дегенерирует и часть ооцитов первого порядка. К моменту рождения девочки их остается около 2 млн, а ко времени половой зрелости – около 300 тыс. ооцитов первого порядка. Диплоидные ядра ооцитов первого порядка содержат по две копии каждой хромосомы, одна из которых происходит от мужского родителя, а другая –

от женского. Эти две копии называются *гомологичными хромосомами* или *гомологами*. Каждый ооцит первого порядка перед тем как вступить в профазу 1-го деления мейоза проходит через S-период (*синтетический период*) клеточного цикла, в результате чего каждая из 46 хромосом удваивается, и две образовавшиеся копии (*сестринские хроматиды*) остаются соединенными вместе в области центромеры.

Профаза 1-го мейотического деления очень сложна и продолжительна, в ней выделяют пять стадий. На одной из стадий происходит исключительно важное событие – кроссинговер. В организме девочки эти ооциты продолжают оставаться в профазе 1-го мейотического деления, вступая в длительный период покоя. При этом все хромосомы деконденсируются и ядро клетки выглядит так, как если бы оно находилось в интерфазе. За период покоя (*он может продолжаться у человека от 12 до 50 лет*) ооциты первого порядка растут, накапливают рибосомы, информационную РНК, гликоген, липиды и готовятся к реализации программы развития.

Ооциты первого порядка выходят из стадии покоя лишь к тому времени, когда женский организм достигает половой зрелости, при этом процесс мейоза в них возобновляется под влиянием половых гормонов, и примерно через каждые 28 дней (лунный месяц) с поверхности одного из яичников освобождается развитая женская половая клетка. Этот процесс получил название *овуляции*. Для ее наступления нужно, чтобы завершилось 1-е мейотическое деление. С наступлением половой зрелости под влиянием фолликулостимулирующего гормона начинается фаза созревания яйцеклетки: при этом хромосомы снова конденсируются, ядерная оболочка фрагментируется, а удвоенные, претерпевшие кроссинговер гомологичные хромосомы расходятся в дочерние ядра. Но цитоплазма делится несимметрично: образуются большая клетка – ооцит второго порядка, и маленькая клетка, называемая *полярным* или *направительным тельцем*. Такое деление способствует сохранению питательных веществ в ооците и одновременно сопровождается уменьшением (*редукцией*) числа хромосом вдвое.

После короткой интерфазы, называемой *интеркинезом*, начинается 2-е деление мейоза, которое доходит до стадии метафазы, но не продолжается дальше до тех пор, пока цитоплазма ооцита не сольется с цитоплазмой сперматозоида. После этого ооцит второго порядка совершает 2-е деление мейоза, образуя крупную яйцеклетку и второе направительное тельце. Иногда

направительное тельце не отделяется и тогда образуется триплоидный зародыш, который погибает в первые 6 недель развития. Таким образом, к моменту рождения все стволовые клетки дегенерируют и утилизируются, а оставшиеся оогонии превращаются в ооциты первого порядка. Профаза 1-го мейотического деления совпадает со стадией роста клеток, называемых *ооцитами первого порядка*. В стадии созревания происходит два деления мейоза.

Оператор (*лат. operator* – работник, *operor* – работаю, действую) – ген (*участок ДНК*), «узнаваемый» специфическими белками-репрессорами и регулирующий транскрипцию оперонов или отдельных генов. Операторы, как правило, являются частью промотора или находятся между промотором и контролируемыми операторами структурными генами. Оператор, занятый репрессором, препятствует транскрипции структурных генов оперона. Мутации в операторе приводят к постоянному независимому от регуляторных механизмов синтезу продуктов данного оперона.

Операторный ген – ген, активирующий копирование матричной РНК с одного или нескольких соседних структурных генов.

Оперон (*лат. operor* – работаю, действую), *син.* транскриптон – единица считывания генетической информации у прокариот, эукариот и вирусов. В состав оперона входят структурные гены, кодирующие белки-ферменты, и регуляторные гены, детерминирующие образование репрессоров, подавляющих, в частности, функцию структурных. Считывание информации с оперонов контролируется энхансером (*англ. enhancer*), или усилителем транскрипции; промотором (*лат. promotum* – продвигать), ответственным за ее инициацию (*начало*), с которым связывается фермент РНК-полимераза, осуществляющая транскрипцию ДНК; оператором (*лат. operator* – работник), регулирующим транскрипцию оперона (*или отдельных генов*) и терминатором (*лат. terminare* – ограничивать), прекращающим ее. При этом регуляторные участки оперона представляют собой короткие последовательности нуклеотидов ДНК; энхансер, промотор и оператор расположены в его начале (*перед структурными генами*), а терминатор – в конце.

В структурных генах оперонов эукариот имеются кодируемые участки нуклеотидных последовательностей, несущих информацию (*экзоны*), и неcodируемые вставочные последовательности (*интроны*), которые после транскрипции в процессе созревания (*процессинга*) иРНК вырезаются с одновре-

менным сшиванием экзонов, что называется *сплайсингом* (англ. splice – соединять, сращивать).

Оплодотворение – слияние мужской половой клетки (*сперматозоида*) с женской яйцеклеткой, приводящее к образованию первой диплоидной клетки – зиготы, которая дает начало новому организму. Началом оплодотворения является момент слияния мембран сперматозоида с яйцеклеткой, а окончание оплодотворения – момент объединения мужского и женского пронуклеусов. У животных, размножающихся на суше, осеменение внутреннее: самец обычно с помощью совокупительного органа вводит сперму непосредственно в половые пути самки. У человека эякулят вводится во влагалище в количестве от 2 до 5 мл. Нормальный эякулят содержит от 30 млн до 100 млн сперматозоидов в 1 мл. Через канал шейки матки в ее полость проникает несколько миллионов сперматозоидов; из них только 200 спустя 5 ч попадают в верхнюю часть яйцевода, где происходит встреча сперматозоида с яйцеклеткой (*не участвующие в оплодотворении – фагоцитируются*). При этом сперматозоид претерпевает капацитацию, под которой понимают созревание, осуществляемое под влиянием веществ, секретируемых слизистой оболочкой матки и маточных труб. Его проникновение в яйцеклетку может происходить на стадии профазы 1-го мейотического деления (*например, у собаки, лисицы, лошади*), метафазы 1-го мейотического деления (*моллюски*), метафазы 2-го мейотического деления (*большинство позвоночных животных*) и после завершения мейоза (*кишечнополостные, некоторые иглокожие*). У человека способной к оплодотворению яйцеклетка становится на стадии овоцита второго порядка и, как показывают многочисленные наблюдения, должна встретиться со сперматозоидом в течение 8 ч после овуляции. При более позднем оплодотворении вследствие ее перезревания возрастает вероятность хромосомных мутаций. Сперматозоиды в женских половых путях сохраняют способность к оплодотворению на протяжении 1–2 сут.

Жизнеспособность сперматозоидов у разных видов млекопитающих различна: у мыши – 6 ч, у морской свинки – 22, у кролика – 36 ч, у собаки – более 5 сут. У человека и у всех млекопитающих, для того чтобы произошло оплодотворение, сперматозоид должен преодолеть три барьера (*три оболочки*) яйцеклетки: лучистый венец, состоящий из нескольких слоев фолликулярных (*питающих*) клеток, прозрачную оболочку и плазматическую мембрану, при слиянии которой с плазмолем-

мой сперматозоида и начинается оплодотворение. Преодоление оболочек яйцеклетки сперматозоидом осуществляется с помощью акросомы, располагающейся на вершине головки сперматозоида. Акросома образуется в ходе сперматогенеза из комплекса Гольджи и является аналогом лизосомы, которая передает акросоме гиалуронидазу, протеазу и многие другие гидролитические ферменты, «демонтирующие» окружающие яйцеклетку оболочки. Проникновению в яйцеклетку одновременно нескольких сперматозоидов препятствуют расположенные по периферии яйцеклетки кортикальные гранулы, выбрасывающие гидролазы, под воздействием которых прозрачная оболочка яйцеклетки становится непроницаемой. В течение первых 12 ч после проникновения сперматозоида в яйцеклетку происходит перестройка клеток (*пронуклеусов*) слившихся гамет. Хроматин мужского пронуклеуса разрыхляется, появляются ядрышки. Ядерная оболочка распадается на отдельные пузырьки, и мембрана пронуклеуса формируется заново.

Оплодотворение двойное – оплодотворение яйцеклетки одним, а диплоидного эндоспермного ядра другим спермием генеративной клетки, находящейся рядом с вегетативным ядром в пыльцевой трубке. Характерно лишь для покрытосеменных растений.

Определение – раскрывает содержание понятия.

Организм (*лат.* *organizare* – устраивать, сообщать стройный вид) – любое существо, и клетка, и человек. Каждый организм обладает совокупностью признаков и свойств, отличающих его от неживой природы: целостностью, обменом веществ, раздражимостью, ростом и развитием, размножением, изменчивостью, наследственностью, приспособляемостью к условиям существования.

Органогенез (*греч.* *organon* – орудие, орган, *genesis* – зарождение, происхождение) – совокупность процессов формирования и развития органов. Период интенсивного органогенеза у человека следует за начальными стадиями развития зародыша – дроблением зиготы, бластулой и гастрულიей. В процессе гастрულიи однослойный зародыш преобразуется в трехслойный, состоящий из эктодермы, энтодермы и мезодермы. Исходным моментом органогенеза следует считать обособление основных зачатков. Органогенез протекает под непосредственным контролем генома, о чем свидетельствует большое число пороков развития, этиологически связанных с мутациями отдельных генов.

Органóид (органелла) – метаболически активный элемент (*субструктура*) цитоплазмы, специализированный для выполнения конкретной функции. К органеллам клеток человека относят ядро, свободные рибосомы, гранулярную эндоплазматическую сеть, гладкую эндоплазматическую сеть, митохондрии, комплекс Гольджи, центриоли, окаймленные пузырьки, лизосомы, пероксисомы, протеасомы. Расположенные в цитозоле мембранные органеллы подразделяют клетки на области (см. Компартменты), содержат разные наборы биологических молекул и участвуют в обмене веществ. Размеры органелл варьируют от 20 нм до 10 мкм. Самые крупные органеллы имеются только в ядерных клетках эукариот.

Ордина́та (лат. *ordinatus* – упорядоченный, расставленный в известном порядке) – переменная, откладывающаяся по вертикальной оси системы координат, значения которой не выбираются экспериментатором.

О́смос (греч. *osmos* – толчок, давление) – медленное проникновение растворителя через мембрану, непроницаемую для растворенных веществ, из менее в более концентрированный раствор.

Мембраны живых клеток отличаются избирательной проницаемостью, пропуская лишь определенные молекулы или ионы растворенных веществ. В цитоплазме любой клетки осмотическое давление создается минеральными компонентами, молекулами сахаров, аминокислот, белков и пр. Если клетку, например эритроцит, поместить в воду, то по законам осмоса вода будет проникать внутрь через его мембрану, вызывать набухание и разрушение эритроцита (гемолиз). Осмос и осмотическое давление играют большую роль в поддержании концентрации веществ, растворенных в жидкостях организма, на определенном физиологически необходимом уровне, и, следовательно, в распределении воды между тканями и клетками. Осмотическое давление в крови, лимфе, тканевой жидкости и тканях примерно одинаково.

Для определения осмотического давления изолированные клетки помещают в растворы с разными концентрациями какого-нибудь вещества, по отношению к которому клеточная мембрана непроницаема.

Растворы с осмотическим давлением более высоким, чем осмотическое давление клеток (*гипертонические растворы*), вызывают сморщивание клеток вследствие перехода воды из клетки в раствор.

Растворы, у которых осмотическое давление ниже, чем в клетке (*гипотонические растворы*), вызывают набухание клеток в результате перехода воды из раствора в клетку.

Растворы, осмотическое давление которых равно осмотическому давлению содержимого клеток (*изотонические растворы*), не вызывают изменения объема клеток. По концентрации вещества этого раствора вычисляют его осмотическое давление; такое же осмотическое давление будет и в клетках.

Общее осмотическое давление плазмы крови человека в норме равно 7,6 атмосферы. Часть осмотического давления, обусловленная белками плазмы, называется *онкотическим давлением*; оно составляет 0,03–0,04 атмосферы, или 25–30 мм рт. ст. Отклонение величины осмотического давления от оптимального уровня улавливается в организме человека осморецепторами. Центральные осморецепторы расположены в некоторых ядрах гипоталамуса.

Осмотическое давление – это сила, заставляющая растворитель (вода крови), переходить через полупроницаемую мембрану в более концентрированный раствор. Оно создается, главным образом, солями. Так, концентрация NaCl в крови составляет 0,65 %, однако он создает 60 % всего осмотического давления. В то же время содержание в крови белков – 7–8 %, но из-за их большой молекулярной массы общее количество белковых молекул относительно мало, поэтому их доля в общем осмотическом давлении крови – всего 0,5 %.

Особь (лат. *individuum* – индивид, индивидуум) – элементарная единица жизни.

Отбор естественный – процесс избирательного (*дифференцированного*) выживания организмов и основной движущий фактор их эволюции. В результате естественного отбора лучше приспособленные к среде особи выживают и оставляют многочисленное потомство, а менее приспособленные погибают, а если выживают, то, как правило, не оставляют потомства.

Отделы – крупные классификационные единицы в систематике бактерий и растений. По рангу приблизительно соответствуют типам у животных.

Открытая система – система, обменивающаяся с окружающей средой веществом и энергией. Организмы – открытые системы, но они не находятся в равновесии с окружающей средой, так как поддерживают, например, собственную температуру тела на одном и том же уровне, а поэтому они могут быть названы *неравновесными открытыми системами*.

П

Павлов Иван Петрович (1849–1936) – великий русский ученый-физиолог, академик Российской академии наук (1907), научное творчество которого составило целую эпоху в естествознании и выдвинуло его в ряды таких гигантов науки, как И. Ньютон и Д.И. Менделеев.

Проведенные И.П. Павловым работы по физиологии группируются в основном вокруг трех разделов: физиологии кровообращения, физиологии пищеварения и физиологии мозга. Исследования по физиологии кровообращения были проведены ученым в период с 1874 по 1885 г. в небольшой лаборатории клиники знаменитого русского терапевта С.П. Боткина, где он должен был дать физиологическую оценку ряду лечебных средств. Экспериментируя в этом направлении на собаках, И.П. Павлов установил, что при раздражении некоторых симпатических нервов сердце начинает сокращаться более сильно, не изменяя при этом ритма сокращений. «Усиливающий» нерв позже назовут «нервом Павлова», и данное открытие приведет к созданию нового научного направления – учения о нервной трофике. Весь цикл работ, посвященный иннервации сердца, был оформлен в виде докторской диссертации «Центробежные нервы сердца».

Работы по исследованию пищеварения проводились Павловым в отделе физиологии вновь организованного Института экспериментальной медицины, где им были разработаны операции по выведению слюнных протоков и протоков поджелудочной железы на кожу, а также операция так называемого изолированного «маленького желудочка», выкроенного из основного желудка таким образом, чтобы он сохранял все свои нервные связи с ЦНС. Все исследования проводились методом хронического эксперимента на ненаркотизированных животных, что позволило различать эффекты нервной регуляции и участия гормонов в процессах сокоотделения. Данные работы выявили, в частности, что количество и качество выделяемой слюны всегда находятся в точном соответствии с тем видом пищи, которая попадала в рот животного. При изучении работы желудочных желез было сделано такое количество открытий, что можно по праву сказать о том, что настоящая физиология пищеварения возникла после павловских работ.

В 1904 г. И.П. Павлов за свои работы по пищеварению получил Нобелевскую премию и почти сразу же открыл новую страницу в истории физиологии, получившую название *учения*

о высшей нервной деятельности или учения об условных рефлексах. Им было показано, что условные рефлексы – результат индивидуальной жизни. Они образуются как ответные реакции на внешние раздражения, совпадающие во времени с какой-либо его биологически значимой врожденной деятельностью, а затем ложатся в основу всего жизненного опыта в целом. Эксперименты, в которых тончайшей операцией удалялась кора головного мозга, показали, что условные рефлексы являются ее свойством. Врожденные рефлексы И.П. Павлов предложил называть *безусловными*, имея в виду их неизменяемость или неизмеримо меньшую изменяемость в различных условиях среды. Далее И.П. Павлов разъяснил механизм сна, указав, что он является разновидностью особого нервного процесса – торможения, распространяющегося по всей коре головного мозга. Объективно оценивая силу, уравновешенность и подвижность процессов возбуждения и торможения в коре, он установил четыре типа нервной деятельности; сформулировал представление о I и II сигнальных системах отражения окружающей среды в мозгу человека.

Павловский Евгений Никанорович (1884–1965) – выдающийся российский зоолог и паразитолог, создавший учение о природной очаговости болезней. Академик АН и АМН СССР, генерал-лейтенант медицинской службы. Павловский опубликовал около 1,5 тыс. научных работ по различным проблемам биологии и медицины, в том числе около 20 монографий, учебников и учебных пособий. Под его руководством проведено 180 научных экспедиций по районированию заболеваний в различных регионах России и зарубежных стран, в результате которых были составлены географические карты эндемических очагов инфекций и инвазий, передающихся человеку и животным кровососущими насекомыми и клещами. В Сибири и на Дальнем Востоке впервые были установлены очаги клещевого энцефалита и геморрагической лихорадки, выделены вызывающие их вирусы, определены виды клещей-переносчиков и механизмы взаимоотношений в системах «паразит–хозяин».

Палиндром – последовательность-перевертыш, которая читается в направлении 5'–3' – в обеих цепях ДНК одинаково, как, например: 5' ГААТТЦ 3' и 3' ЦТТААГ 5'. Палиндромы часто служат сайтами рестрикции (*участками разрезания*) для эндонуклеаз.

Па́мять – способность к восприятию, хранению, узнаванию и воспроизведению информации.

Панмиксия (*греч.* pan – все, всеобщий, mixis – смешивание) – свободное скрещивание разнополых особей с разными генотипами в популяции.

Парадигма (*греч.* paradeigma – пример, образец) – система теоретических, методологических и аксиоматических установок, принятых в качестве образца решения научных задач; совокупность убеждений, ценностей, методов и технических средств, обеспечивающих традиционно сложившиеся убеждения.

Парадокс развития в биологии – невозможность объяснить высший уровень развития на основе низшего, так как любой более высокий структурный уровень живого непременно имеет множество таких новых качеств, которыми не наделен низший.

Паразит (*греч.* parasitos – нахлебник, para – рядом, возле, sitos – хлеб, пища) – организм, живущий за счет особи другого вида, питающийся соками, тканями, переваренной хозяином пищей. По локализации паразиты подразделяются на две группы: эктопаразиты (например, вши, блохи, клещи) и эндопаразиты, локализующиеся в клетках, тканях и полостях организма-хозяина.

Паразитизм – форма взаимоотношений разных видов организмов, при которой один из них, используя другой в качестве источника питания и среды обитания, приносит ему ущерб. Паразитизм следует рассматривать как антагонистический симбиоз, возникший в процессе эволюции на базе кормовых потребностей и пространственных связей.

Пара́метр (*греч.* parametron – отмеривающий) – величина, характеризующая какое-либо свойство процесса, явления или состояние биологической системы (*организма, органа, ткани, клетки, органоида*). Так, о состоянии целостного организма можно судить на основании таких параметров, как температура тела, величина кровяного давления, частота пульса и пр.

Параметр порядка – неустойчивая переменная, определяющая поведение самоорганизующейся системы.

Пара оснований – два азотистых основания, которые соединены водородными связями в составе молекулы двухцепочечной ДНК или РНК.

Парацельс (1493–1541) – врач-новатор и химик-естествоиспытатель, виднейший представитель культуры раннего Возрождения. Подлинный основоположник ятрохимии (*греч.* iatros – врач), рассматривавший химию в качестве главной основы медицины. Первый в мире профессор медицины. В основе развития большинства болезней, по его мнению, лежат нарушения в химических превращениях веществ в ходе

пищеварения и всасывания. Исследования в области химии позволили Парацельсу описать вредное влияние на организм человека серы, свинца и ртути, предложить использовать для лечения больных народные средства, минеральные вещества и минеральные воды, что оказало влияние на развитие фармации и бальнеологии. Как врач-астролог большое внимание в возникновении болезней придавал конstellляции – взаимному расположению небесных светил.

Парацентрическая инверсия – хромосомная инверсия, не затрагивающая центромеру.

Партеногенез (*греч.* parthenos – девственница, genesis – происхождение) – одна из форм полового размножения организмов, при котором женские половые клетки (*яйца*) развиваются без оплодотворения. Естественный партеногенез характерен для развития многих беспозвоночных животных, некоторых низших и высших растений.

Пастёр Луи (1822–1895) – великий французский ученый, основоположник научной микробиологии и иммунологии. С именем Пастера связаны второй физиологический период развития научной микробиологии и эпохальные открытия сущности брожения (1857), невозможности самопроизвольного зарождения (1860), природы порчи пива и вина (1865), болезней шелковичных червей (1868), микробной обусловленности и заразности инфекционных болезней (1881), методов изготовления вакцин и способов предохранения от куриной холеры, сибирской язвы и бешенства (1882–1885). Эти великие открытия были высоко оценены общественностью, научным миром и многими государствами, на средства которых в 1888 г. в Париже был открыт Пастеровский институт для организации вакцинации против бешенства, изучения инфекционных болезней и подготовки специалистов-микробиологов, которые, используя пастеровские методы, создали за короткое время десятки других вакцин. Л. Пастер был избран членом Французской академии наук, почетным членом Российской академии, академией всех европейских государств и награжден золотыми медалями Французской академии (1861), Лондонского Королевского общества (1861, 1874) и десятками высших наград разных стран.

Патиент – узкоспециализированная форма существования организмов, классическим примером которой может служить сумчатый медведь коала, питающийся листьями эвкалипта некоторых видов.

Паттерн (*англ.* pattern – рисунок, узор) – образ, модель стиль, образ действий, режим, закономерность; любое узнаваемое расположение объектов в пространстве и времени, повторяющаяся устойчивая структура или регулярность. В физиологии высшей нервной деятельности иногда говорят о «паттернах поведения», т.е. видах поведения (*«patterns of behaviour»*).

Пелликула (*лат.* pellicula – шкурка) – 1) тонкий эластичный или жесткий защитный слой протоплазмы на поверхности тела многих простейших и некоторых одноклеточных водорослей; 2) наружная пленчатая кожа семени растений.

Пенетрантность генов (*англ.* penetrance – проявление) – частота проявления генов в доминантном или гомозиготно-рецессивном состоянии, которую вычисляют по их способности проявляться фенотипически у определенного числа особей популяции, обладающих этими генами. Вычисляют пенетрантность гена в процентах.

Различают полную пенетрантность, которая проявляется у всех особей популяции, имеющих исследуемый ген, и неполную, фенотипически проявляющуюся только у некоторых особей. При этом неполная пенетрантность свойственна, главным образом, мутантным генам, например пенетрантность врожденного вывиха бедра у человека, встречающаяся у 25 % индивидуумов.

Существенное влияние на пенетрантность многих генов оказывает пол. Классическим примером тому может служить доминантный ген, вызывающий раннее облысение у мужчин. Отмечено также индуцирующее действие на пенетрантность генов экстремальных факторов, в частности недостаток кислорода и беременность провоцируют пенетрантность аутосомно-рецессивных генов у гетерозигот.

Пептидная связь – ковалентная связь, формируемая между NH_2 -группой одной аминокислоты и COOH -группой другой, с удалением молекулы H_2O .

Первичный корень – первый корень растений, развивающийся из зародышевого корешка, из которого у голосемянных и двудольных образуется стержневой корень.

Первичный транскрипт – молекула РНК, транскрибированная с эукариотического структурного гена и неподлежащая процессингу (т.е. содержащая все экзоны и интроны).

Период (*греч.* periodos – обход, круговорот) – промежуток времени, охватывающий какой-либо законченный процесс.

Перицентрическая инверсия – инверсия (*поворот на 180°*) содержащего центромеры участка хромосомы, блокирующая кроссинговер.

Пероксисомы (*лат. peroxhydum* – перекись, *soma* – тело) – органеллы клеток человека и животных. Располагаются в цитоплазме. Имеют вид мембранных пузырьков (0,1–1,5 мкм), в которых продуцируется пероксид водорода (*отсюда и их название*). Содержащиеся в них оксидазы используют кислород для окисления фенолов, D-аминокислот и жирных кислот с очень длинными углеводными цепями. Причем продуктом восстановления кислорода при этом является не вода, а пероксид водорода, который, в свою очередь, сам окисляет их, в том числе и алкоголь. Кроме того, в матриксе пероксисом катализируются некоторые анаболические реакции биосинтеза. Продолжительность жизни пероксисом 5–6 сут. Новые органеллы возникают из предшествующих пероксисом путем их деления.

Персистентные формы (*лат. persistens* – упорствующий), *син.* реликтовые (остаточные) формы – организмы, сохранившиеся от древних эпох, так называемые живые ископаемые или филогенетические реликты, например кистеперая рыба латимерия, моллюск неопилина.

Пёстик – центральный орган цветка, обычно состоящий из завязи, столбика и рыльца. Может включать один или несколько сросшихся плодолистиков.

Пестициды (*лат. pestis* – зараза, *caedo* – убиваю) – ядохимикаты; химические препараты для борьбы с сорняками (*гербициды*), вредителями (*инсектициды*, *акарициды*), фитопатогенными грибами, бактериями и вирусами (*фунгициды*, *бактерициды*, *вирулициды*).

Пиноцитóz (*греч. pino* – пить) – процесс активного поглощения клеткой жидкостей или коллоидных растворов. Начальным этапом пиноцитоза является обратимая адсорбция (*оседание*) молекул поглощаемого вещества на поверхности клеточной мембраны. Затем следует необратимая фаза адсорбции, в ходе которой клеточная мембрана впячивается внутрь клетки, захватывает адсорбируемое вещество и превращается в пузырек.

Питекáнтроп (*греч. pithecos* – обезьяна, *anthropos* – человек) – название древнейшего человека, останки которого были найдены Э. Дюбуа на острове Ява. Возраст 1,5–0,5 млн лет. Питекантропами нередко называют также других архантропов (*гейдельбергского человека и синантропа*).

Пищевая (трофическая) цепь – цепь питания, через которую происходит трансформация вещества и энергии. При этом виды организмов первого трофического уровня служат пищей

для второго, а второго – для третьего и т.д. Обычно число трофических уровней не превышает 4–5.

Плазматическая мембрана, *син.* плазмалемма, цитолемма – мембрана, отделяющая протоплазматическое пространство от окружающей клетку среды.

Плазмиды – внехромосомные (*экстрахромосомные*) детерминанты наследственности, способные к самоподдержанию и воспроизводству.

Плазмиды и некоторые другие генетические элементы цитоплазмы, обособленные от хромосомы, в совокупности своей составляют плазмотип. Известно много видов плазмид: 1) фактор F, обуславливающий конъюгацию у бактерий; 2) R-факторы, контролирующие лекарственную резистентность у бактерий; 3) факторы бактериоциногенности, детерминирующие образование бактериоцинов (*антибиотиков*); 4) плазмиды Ent и Hly, обеспечивающие соответственно синтез энтеротоксина и гемолизина; 5) плазмиды, определяющие устойчивость бактерий к физическим факторам, солям тяжелых металлов, контролирующие их метаболизм и утилизацию органических соединений.

Плазмиды представляют собой комбинированные циркулярно замкнутые двухтяжевые молекулы ДНК, в состав которых входят гены репликации, синтеза пилей и другие гены, детерминирующие нежизненно важные свойства (*антибиотикоустойчивость*, *фагорезистентность* и пр.), но в определенных условиях обеспечивающие клетке некоторые преимущества. Молекулярная масса плазмид колеблется от $1,5 \cdot 10^6$ до $30 \cdot 10^6$ Да и более. В клетке присутствуют 1–2 копии крупных плазмид и 10–30 мелких.

Плазмиды обладают свойствами репликона, т.е. способностью к независимой репликации. Будучи автономными цитоплазматическими структурами, они могут интегрироваться с геномом бактерий. Потеряв автономность, плазмиды становятся составной частью хромосомы, синхронно с нею делятся и передаются дочерним клеткам, не теряя способности отщепляться и вновь существовать как независимый от хромосомы репликон. Благодаря тому что многие плазмиды контролируют образование половых пилей, они обладают также конъюгативностью (*трансмиссивностью*, *инфекциозностью*). Способность конъюгативных плазмид передаваться от клетки к клетке через цитоплазматический мостик и выполнять функцию донора определяется наличием в них *tra*-оперона (*transfer* – *перенос*), ответственного за перенос ДНК.

Наличие плазмид в клетке создает иммунитет к суперинфекции гомологичными плазмидами. Многие плазмиды утрачиваются. Элиминация их происходит спонтанно и под влиянием различных индукторов (*УФ-облучение, магнитное поле, температура, акридиновые красители, соли тяжелых металлов* и др.). Плазмиды, как и все генетические структуры, подвержены мутациям, что тоже нередко приводит к их элиминации. Утрата плазмид не сказывается на процессах роста и размножения бактерий, поэтому плазмиды часто называют *дополнительными генетическими элементами*.

Систематика плазмид не завершена, и число вновь открытых плазмид продолжает увеличиваться.

Плазмиды имеют общебиологическое и медицинское значение. Осуществляя перенос генетического материала, они обогащают генофонд бактериальной популяции; являясь движущими силами эволюционного процесса, плазмиды играют важную роль в формировании новых видов, разновидностей и вариантов. Конъюгационные плазмиды – важный механизм защиты, противоборства и выживания бактерий в неблагоприятных условиях окружающей среды, в частности обеспечивающий множественную лекарственную резистентность к химическим препаратам. Плазмиды широко используются в генной инженерии как источники получения генов и векторы – переносчики сконструированных генов.

Плазмодии (*греч.* plasma – плазма, eidos – вид, форма), *син.* ценоцит – многоядерная масса плазмы, возникающая в результате многократных делений клетки без последующего деления плазмы. Подлинный многоядерный плазмодий образуется при многократном делении ядра у одноклеточного паразита, вызывающего малярию, в связи с этим их называют *малярийными плазмодиями*.

Плазмблиз (*греч.* plasma, lysis – разжижение) – отделение протопласта от клеточной оболочки из-за потери им воды за счет осмоса.

Плейотропия (*греч.* pleios – полный, tropos – действие), *син.* полифения – *плейотропным* называют ген, проявляющий многообразные эффекты, которые не могут быть однозначно сведены к первичному эффекту. Так, ген синдрома Барде – Бидля обуславливает полидактилию, ожирение, слабоумие и пигментную дегенерацию сетчатки.

Из этого можно сделать вывод, что ген, ответственный за развитие синдрома Барде – Бидля, участвует в регуляции пальцев рук и ног, сетчатки, головного мозга и жировой ткани.

Плейотропный ген – ген, кодирующий самые разнообразные нормальные и патологические фенотипические проявления, например плейотропный ген у кошек определяет глухоту, альбинизм и голубые глаза, а желтые мыши, имеющие такой же ген, страдают ожирением, низкой плодовитостью и высокой частотой возникновения рака молочной железы.

Пло́д (fetus) – 1) зародыш млекопитающих (*кроме яйцекладущих*) в период внутриутробного развития после закладки основных органов и систем; у человека формируется с конца второго месяца до рождения; 2) зрелая завязь или группа завязей с семенами у покрытосеменных растений, которая может включать срастающиеся с завязями части цветка.

Подвид – самый крупный внутривидовой таксон, включающий несколько разновидностей.

Позитивизм (лат. positivus – положительный) – философское направление, в основе которого лежит представление, что все подлинное (*позитивное*) знание достигается общими усилиями специальных наук. Согласно позитивизму, наука не нуждается в какой-либо стоящей над ней философии, занятой исследованиями мировоззренческих проблем.

Позна́ние – высшая форма отражения объективной действительности; процесс достижения знания. В познании существуют разные уровни и формы (рис. 18).

Пойкилотермия (холоднокрѳвность) – наблюдается у животных, которые не способны поддерживать постоянную температуру тела (*рыбы, земноводные, рептилии*).

Покո́ление – различающиеся по строению, образу жизни, способу размножения формы одного организма, сменяющиеся в процессе его жизненного цикла (*личинка – куколка – особь*); группа особей, одинаково отдаленных в родственном отношении от общих предков: родители, дети, внуки (*три последовательных поколения*); люди, родившиеся на протяжении года. Промежуток времени между рождением отца и сына, матери и дочери называется *длиной поколения (около 25–30 лет)*.

Пол гетерогаметный – пол, у которого в ходе мейоза образуются два различно дифференцированных по полу (*определяющих мужской и женский пол*) типа гамет. У человека гетерогаметным является мужской пол, поскольку при наборе половых хромосом ХУ образуется два типа сперматозоидов, один из которых несет Х-хромосому, другой – У-хромосому.

Пол гомогаметный – пол, у которого в ходе мейоза образуются одинаково дифференцированные по полу гаметы. У че-

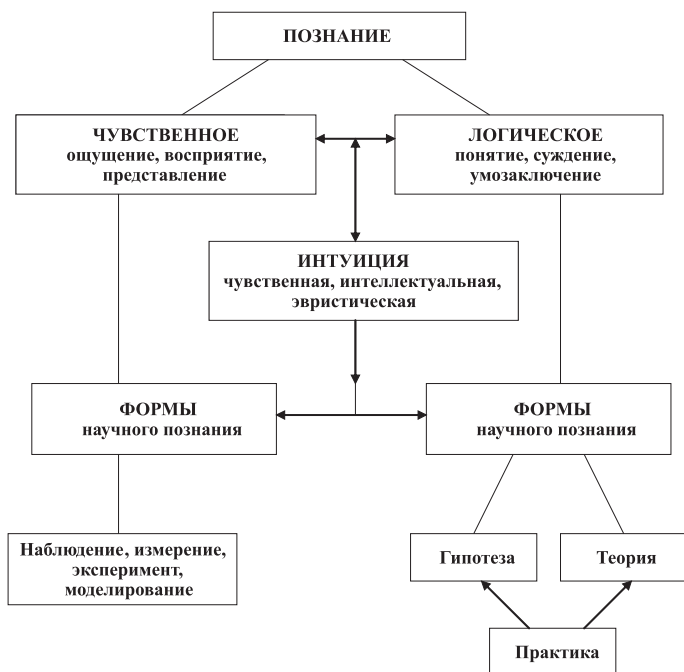


Рис. 18. Граф логической структуры

ловека гомогаметный пол – женский, поскольку при кариотипе XX образуются яйцеклетки, несущие X-хромосому.

Пол человека – общность людей, отличающихся друг от друга разнокачественными генетическими, морфолого-физиологическими и многими другими контрастирующими признаками, обеспечивающими воспроизводство и передачу наследственной информации потомству двух полов.

Славянское слово «*пол*» указывает на половину и противоположность. Согласно древнегреческой легенде, первые люди были двоеполовыми андрогинами. Зевс рассек их пополам и рассеял по всему свету. С тех пор они бродят в поисках «*комплементарной*» половины, чтобы обрести счастье.

Формирование пола человека – сложный многоуровневый процесс. Принято различать четыре основных уровня половой дифференцировки: хромосомное определение пола (*генетический пол*); определение пола на уровне яичников и семенников

(гонадный пол); фенотипическое определение пола (*внешние половые признаки*); психологическое определение пола (*половое самосознание*).

Представители различных полов отличаются друг от друга по наборам хромосом в соматических клетках таким образом, что женский пол оказывается гомозиготен ($44A+XX$), а мужской – гетерозиготен ($44A+XY$) по одной из пар хромосом. Эта пара в отличие от других хромосом набора, названных *аутосомами*, получила название *половых хромосом*. Во время мейоза (*формирования гамет*) происходит расхождение половых хромосом по одной в каждую половую клетку, поэтому все яйцеклетки женщины несут одну X-хромосому ($22A+X$), в то время как одна половина сперматозоидов мужчины несет X-хромосому ($22A+X$), а другая – Y-хромосому ($22A+Y$).

Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом, несущим X-хромосому, приводит к возникновению женской зиготы ($44A+XX$), а оплодотворение ее сперматозоидом, несущим Y-хромосому, – к возникновению мужской зиготы ($44A+XY$). У человека ведущим в половой дифференцировке является наличие или отсутствие Y-хромосомы. Лица, несущие Y-хромосому, как правило, развиваются как мужчины. Следовательно, в норме принадлежность будущего ребенка к мужскому или женскому полу предопределена уже в момент зачатия.

Если половые хромосомы в яйцеклетке и в оплодотворившем ее сперматозоиде однотипны, то через девять месяцев родится девочка, в противном случае следует ожидать появления на свет мальчика, все клетки тела которого несут пару различных половых хромосом.

Развитие половых признаков обусловлено гонадами (*половыми железами*), которые вначале закладываются одинаково как у будущих женщин, так и у мужчин. Зачатки половых желез, в отличие от других органов, обладают уникальной способностью развиваться (*дифференцироваться*) в двух направлениях. Они могут превратиться либо в семенники, либо в яичники. Направление их развития определяется генами половых хромосом. В свою очередь, половые железы секретируют различные половые гормоны, влияющие на развитие репродуктивной системы и конституцию вторичных половых признаков (*мозг, мышцы, кости, волосы, отложение жира*). Поэтому человек по своей природе бисексуален. Это проявляется в том, что у каждого представителя определенного пола име-

ются некоторые признаки противоположного пола, выраженные в меньшей степени. Ранние стадии развития мужских и женских зародышей идентичны. Гонадный пол у тех и других определяется первичными половыми клетками (ППК), которые образуются очень рано в стенке желточного мешка. Появившись, они быстро размножаются, а вскоре под влиянием хемотаксического сигнала (*детерминируемого у дрозофил геном Колумбия*) мигрируют с кровью по сосудам и выселяются для созревания в толщу зачаточных половых валиков-гонад, закладка и развитие которых у обоих полов происходит на первичных почках (*мезонефросах*) в середине четвертой недели.

В половом отношении эти гонады (*греч. gone* – порождающий) нейтральны, а по своей природе бипотентны, т.е. могут развиваться в двух направлениях – мужском и женском. Путь их развития определяют многие факторы и обстоятельства. Как и всем млекопитающим, человеку, независимо от его генетического пола, присуща потенция к развитию женской половой системы. Вначале эмбрионы мужского и женского пола не отличаются друг от друга. Затем к работе (*экспрессии*) приступает находящийся на X-хромосоме ген DAX-1. Он направляет развитие всех зародышей по женскому типу. Свидетельством тому, что мужчина несколько недель развивался в женском направлении, являются недоразвитая матка и шов на мошонке, образовавшийся при сращении половой щели. Если у эмбриона в клетках присутствует Y-хромосома, то на пятой неделе развития в дело вступает расположенный на ней ген SRX (*сокращение английских слов sex determining region Y gene, в переводе «ген в участке Y-хромосомы, определяющем пол»*). Ген SRX, относящийся к семейству ДНК-регуляторных генов, кодирует регуляторный фактор TDF (*фактор дифференцировки яичек, или тестикул*), определяющий дифференцировку изначально бипотентных половых желез в мужском направлении. В итоге запускается программа развития будущего мужчины.

Реализация этой программы начинается с включения генов, блокирующих развитие яичников и контролирующих формирование семенников. В семенниках происходит синтез тестостерона – мужского полового гормона. Под его воздействием у плода формируются сначала внутренние половые органы, а затем и наружные. Именно по внешнему виду последних акушер определяет половую принадлежность новорожденного. В данный момент устанавливают так называемый паспортный пол, который в принципе – при нарушениях внутриутробного

полового развития – может и не совпадать с генетическим. Например, если при хромосомном наборе XY ген SRY по какой-то причине не работает, то мужская программа развития не запускается. В результате родится девочка с некоторыми аномалиями строения половой системы, не способная иметь детей.

Формирование пола на ранних стадиях развития связано не только с собственно половыми органами, оно затрагивает также определенные отделы головного мозга. Это структуры, которые в дальнейшем будут отвечать за системную организацию всех звеньев воспроизводства потомства, начиная от полового поведения и заканчивая родительскими чувствами. В частности, речь идет об одном из отделов промежуточного мозга – подбугорной области, или гипоталамусе. Он подает команды гипофизу, находящемуся на основании головного мозга, а тот, в свою очередь, отправляет в кровь гормональные сигналы, которые регулируют связанные с полом циклические процессы в организме (*например, менструальные циклы у женщин*).

Функционирование гипоталамуса у млекопитающих изначально запрограммировано по женскому типу, и лишь под воздействием гормонов эмбрионального семенника происходит перестройка гипоталамуса в мужскую сторону (*это длится по седьмой месяц внутриутробной жизни*). Как выяснилось, многие нарушения полового самосознания человека и в том числе склонность к гомосексуализму обусловлены неправильным развитием гипоталамуса. Крайне редко случается так, что кусочек Y-хромосомы с геном SRY перемещается на X-хромосому. Тогда при наборе половых хромосом XX развитие идет по мужскому типу.

Полигенные признаки – признаки, обусловленные многими генами, каждый из которых вносит определенный вклад в их экспрессию.

Полимеразная цепная реакция (ПЦР) – наращивание копий определенного фрагмента ДНК в реакции, катализируемой ДНК-полимеразой. При постановке ПЦР двунитчатая ДНК разделяется на отдельные цепочки термическим путем. Для ее запуска в среду вносят синтетические олигонуклеотиды-праймеры (затравки), состоящие из 10–20 нуклеотидов, способные взаимодействовать с окончаниями нуклеотидных последовательностей обеих цепочек; термостабильную *taq*-полимеразу, полученную из бактерии *Thermus aquaticus*, и свободные дезоксирибонуклеотидтрифосфаты, которые полимераз последовательно присоединяет к затравкам. Полученные ДНК

снова разделяют на отдельные цепочки, и всю процедуру наработки новых копий повторяют, правда, без повторного введения таq-полимеразы, поскольку в ПЦР она не затрачивается и, будучи термостойчивой, не разрушается.

С помощью ПЦР в образцах, содержащих смесь веществ, можно быстро обнаружить определенный участок ДНК и получить миллионы ее копий. Она широко используется в расшифровке геномов микроорганизмов и диагностике инфекционных болезней, идентификации личности и установлении отцовства, при исследовании фрагментов ДНК ископаемых растений и животных. Создание автоматических секвенаторов-приборов позволило осуществлять расшифровку (прочтение) генетического материала практически без участия человека. ПЦР изобрел сотрудник американской фирмы «Cetus» К. Мюллис, за что удостоился в 1993 г. Нобелевской премии.

Полиморфизм (греч. polymorphos – многообразный) – наличие в пределах одного вида резко отличающихся 3–4 форм особей, не имеющих переходных форм. Если их две, то такой полиморфизм называют *диморфизмом*.

В генетике под полиморфизмом понимают устойчивое поддержание в популяции двух и более генотипических классов особей, имеющих четкие фенотипические различия, например у людей – по группам крови. В его основе лежат множественный аллелизм (*множество мутаций одного и того же гена, фенотипически наследственных заболеваний*).

Полимеры (греч. μέρος – доля, часть) – вещества одинакового состава, но отличающиеся различным количеством атомов и молекул; вещества, молекулы которых (*макромолекулы*) состоят из большого числа повторяющихся звеньев. Из биополимеров (*белков и нуклеиновых кислот*) построены клетки и целые организмы.

Полинг Лайнус Карл (1901–1994) – выдающийся американский биохимик. Главным его направлением в науке было изучение атомной и молекулярной структуры аминокислот и белков, а также антител с применением рентгеновской кристаллографии. Создал теорию вторичной структуры белков (*теорию α-спирали*), за что награжден Нобелевской премией по химии (1954). Раскрыл генетическую природу серповидноклеточной анемии и создал на основе витаминов целую серию новаторских лекарств, предназначенных для борьбы со стрессами, усталостью и болезнями. Вторую Нобелевскую премию получил в 1963 г. «за бескомпромиссную антивоенную дея-

тельность», став в 1946 г. одним из восьми основателей Чрезвычайного комитета ученых-атомщиков, учрежденного А. Эйнштейном. Впервые открыто заговорил о биологических и генетических последствиях выпадения радиоактивных осадков для человека и всего живого на Земле. Усилиями ученого в 1957 г. был составлен проект воззвания, в котором содержалось требование к государствам, обладающим ядерным оружием, прекратить его испытание в воздухе. Его поддержали 11 тыс. ученых из 43 стран мира, что заставило правительства США, СССР и Англии подписать воззвание в 1963 г.

Полипептид – цепь аминокислотных остатков, ковалентно связанных пептидной связью.

Полипloid – организм, ткань или клетка с тремя и более гаплоидными наборами хромосом.

Полирибосома (полисома) – две и более рибосом, связанных с молекулой иРНК (рис. 19). Полирибосомы, как и отдельные рибосомы, находятся в цитоплазме в свободном состоянии или прикреплены к мембранам эндоплазматической сети. Свободные полирибосомы синтезируют структурные белки и ферменты для самой клетки (*конститутивный синтез*), а полирибосомы гранулярной эндоплазматической сети предназначены для синтеза и выведения их из клетки (*синтез на экспорт*).

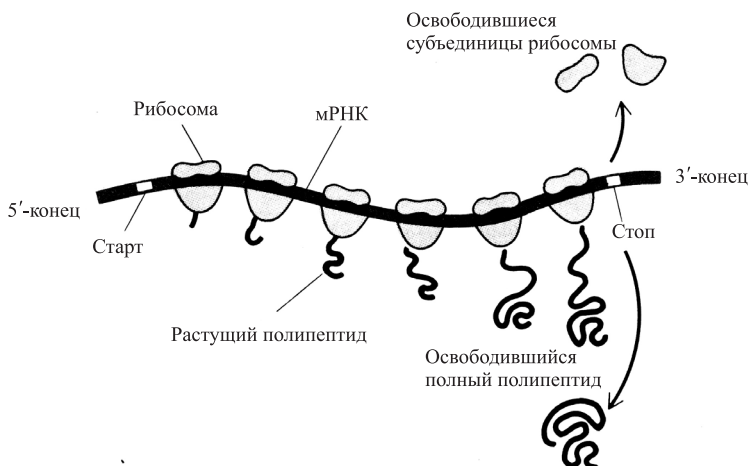


Рис. 19. Структура полирибосомы

Полисахарид – полимер, состоящий из большого числа моносахаридных молекул, соединенных гликозидной связью в длинные цепи, например гликоген, крахмал, целлюлоза.

Полный цветок – цветок, имеющий все четыре круга элементов, т.е. чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики.

Половой диморфизм (*греч. di – дважды, morphé – форма*) – различия признаков мужских и женских особей раздельнополых видов; частный случай полиморфизма. Возникновение полового диморфизма связано с действием полового отбора. Различают постоянный и сезонный половой диморфизм. У человека половой диморфизм, кроме различий в строении половых органов, выражается в более мощном развитии у мужчин скелета и мускулатуры, волосяного покрова на лице и ряде других признаков, у женщин – в развитии молочных желез, большей ширине бедер и др.

Половой хроматин (Х-хроматин, или тельце Барра) – инактивированная (*гетерохроматинизированная*) Х-хромосома, обнаруживаемая в интерфазном ядре клеток особей женского пола в виде тельца полового хроматина. В связи с тем что процесс инактивации Х-хромосомы носит случайный характер, в одних клетках женщины функционирует Х-хромосома, полученная от отца, а в других – полученная от матери. У особей мужского пола единственная Х-хромосома их соматической клетки в интерфазе митотического цикла остается в эухроматинизированном состоянии.

Половые хромосомы – хромосомы раздельнополых организмов, в которых расположены гены, определяющие пол и сцепленные с полом признаки организма. У человека и млекопитающих особи женского пола имеют две одинаковые Х-хромосомы (*тип XX*), а у мужского – Х- и У-хромосомы (*тип XY*). Напротив, у бабочек, птиц, некоторых пресмыкающихся и земноводных особи женского пола имеют ХУ-тип, а мужского – ХХ-тип.

Полупроницаемая мембрана – мембрана, проницаемая для воды, но непроницаемая для растворенных в ней веществ.

Полярное тельце – клетка, почти лишенная цитоплазмы, результат неравного цитокинеза в 1-м или 2-м делении мейоза.

Понятие – обобщающее представление о наиболее существенных свойствах, связях, отношениях предметов (*объектов*) и явлений в реальном мире, выраженное в слове или словосочетании. Понятие формируется путем анализа, сравнения, синтеза, абстрагирования. Искусство оперирования понятиями – это начало мышления. Структура понятия, его виды, операции с понятиями изучаются логикой. Различают содержание

понятия – совокупность фиксированных в нем признаков предметов; объем понятия – множество (*класс*) предметов, каждому из которых принадлежат эти признаки. В тех случаях, когда наука не может дать четкого определения какому-то предмету или явлению, пользуются понятиями («*живут не по законам, а по понятиям*»). Понятия отличаются от определений тем, что разные люди при разных обстоятельствах могут вкладывать в них разный смысл, например об информации. Обычно под информацией понимают те сведения, которые человек получает от окружающей природы и общества. Математик рассматривает это понятие шире и включает в него те сведения, которые человек не получал, а создал сам с помощью умозаключений. Все отрасли науки и техники, имеющие дело с информацией, сходятся в том, что информация обладает четырьмя свойствами. Информацию можно создавать, передавать (*принимать*), хранить и обрабатывать. Понятие – элементарная категория знания. Каждое понятие состоит из определяющего слова (*термина*) и содержания, представленного элементами, в качестве которых выступают признаки, явления и связи между ними.

Популяция (лат. *populus* – народ, население) – совокупность особей одного вида с общим генофондом, населяющих на протяжении большого числа поколений определенное пространство с относительно однородными условиями обитания. Свободное скрещивание (*панмиксия*) между особями внутри одной популяции осуществляется чаще, чем между особями разных популяций. Популяция отделена от соседних аналогичных совокупностей той или иной степенью давления каких-то форм изоляций. В популяциях постоянно действуют все основные факторы популяционной стабильности и популяционной динамики: панмиксия, мутационный процесс, изоляция, дрейф генов, миграция и естественный отбор. Группы пространственно смежных популяций могут образовывать географическую расу (*географическая популяция*), или подвид. Структура популяции проявляется в определенном количественном соотношении особей разного возраста, пола, разных генотипов и т.п. В цитологии понятие «*популяция*» используется также для объединения групп клеток, имеющих общее происхождение от одной клетки.

Пороки развития – резко выраженные аномалии (*отклонения в развитии*), возникающие обычно в эмбриональном периоде развития.

Пóры (греч. poros – отверстие) – мельчайшие отверстия в биологических мембранах, через которые происходит транспорт веществ; отверстия выводных протоков потовых желез на поверхности кожи и каналов вкусовых органов, открывающихся в слизистой оболочке ротовой полости.

Постулат (лат. postulatium – требование) – утверждение (*суждение*), принимаемое в рамках какой-либо научной теории за истинное; общее наименование для аксиом и правил какого-либо исчисления.

Потенциал покоя клеток – разность электрических потенциалов между наружной и внутренней поверхностями клеточной мембраны невозбужденной клетки. Электрическая поляризация возникает из-за неодинакового распределения ионов по обе стороны мембраны и различной проницаемости для них. Разность потенциалов между внутренней и наружной сторонами клеточной мембраны достигает нескольких десятков милливольт (мВ).

Потеря гетерозиготности – возникновение мутации или делеции в соматической клетке в том же локусе гомологичной хромосомы, по которому организм гетерозиготен.

Поток генов – обмен генами между различными скрещивающимися популяциями, проникновение в одну популяцию особей, родившихся в другой, внесение чужих семян или пыльцы. Во всех случаях в популяцию вводятся сохраненные отбором мутированные гены, возникшие в другой среде, т.е. в эволюционное развитие популяции вмешивается совершенно новый источник изменчивости. Примером действия потока генов может служить эволюция вируса гриппа человека, вступающего в рекомбинацию с вирусами птичьего гриппа.

Пóчка – зачаток побега высших растений, защищенный молодыми листьями или почечными чешуями; вегетативный вырост дрожжей, других грибов, актиномицетов и прочих бактерий, дающих начало бесполому размножению.

Правило одного процента – изменение энергетики природной системы в среднем на 1 % выводит систему из состояния равновесия. Например, повышение температуры тела человека на 1 % (0,4 °C) приводит к недомоганию.

Правило трех нижних уровней иерархии – разрушение трех и более нижних иерархических уровней системы, приводящее ее к гибели: повреждение генетической структуры клетки, превращение нормальной клетки в опухолевую, раковый процесс в органе.

Правило умножения вероятностей – вероятность двух одновременных независимых событий равна произведению вероятностей каждого из них.

Прадер – Вилли синдром – многофакторное заболевание, вызванное делецией хромосомы 15, которую удается выявить с помощью анализа хромосом в прометафазе. Для этого синдрома характерны дисморфия лица, ожирение, низкий рост и задержка умственного развития ребенка.

Праймер (англ. primer – инициатор, зачинщик, заправка) – искусственно синтезированные двуспиральные отрезки ДНК со строго заданной последовательностью 20–30 нуклеотидов (*затравки*), используемые для синтеза длинных молекул ДНК (*генов*) в полимеразной цепной реакции (ПЦР), с помощью которой получают множество копий гена. Для ПЦР вначале получают одну цепь ДНК, расплавляя двухцепочечную путем нагревания до 94 °С, а затем с помощью праймеров она будет достраиваться ДНК-полимеразой до полной ДНК-молекулы.

Признак – любая особенность строения на самых различных уровнях организации материи. Иначе говоря, все, что характеризует объект (*предмет*) как таковой, является его признаком. Каждый объект может обладать множеством признаков. Существенные признаки носят атрибутивный, неотъемлемый (лат. atributo – придаю, наделяю) характер, так как указывают на главные характеристики, без которых объект (*предмет*) перестает быть самим собой.

Признак вторичнополовой – эволюционно закрепленная наружная примета, отличающая один пол от другого, например борода и усы у мужчин. Вторичнополовые признаки служат для облегчения поиска особей другого пола, играют существенную роль в половом естественном отборе, но не определяют жизнеспособность особей, а потому могут отсутствовать.

Признак нормальный – фенотипическое проявление определенного признака в пределах установленных для него границ нормы. За любым признаком стоит функция конкретного гена (*генов*).

Признак патологический, или симптом – фенотипическое проявление определенного признака, выходящее за пределы установленных для него границ нормы, либо новое проявление признака, ранее неизвестное.

Признак половой первичный – морфологические отличия самцов и самок (*их половые органы*).

Приматы (лат. primates – один из первых) – отряд млекопитающих, насчитывающий свыше 200 видов, включая обезьян и человека. Для приматов характерны пятипалые хватательные конечности, способность большого пальца противопоставляться остальным; волосы, образующие у некоторых видов мантии, гривы, бороды и пр.; способность поддерживать тело в вертикальном положении; хорошо развитые слух и зрение. Эмоциональное состояние приматов выражается богатым набором звуков и жестов. Для них характерен высокий уровень коммуникации. Сообщества приматов имеют достаточно сложную организацию с иерархической системой доминирования–подчинения.

Примордиум – зачаток органа.

Принцип бритвы Оккама – принцип францисканского монаха и философа У. Оккама, гласящий: *«Чем ближе мы находимся к некоторой истине, тем проще оказываются законы, выражающие эту истину ...»; «не приумножай сущностей сверх необходимого»*. Иначе говоря, объясняй факты простейшим образом, из многих гипотез, объясняющих тот или иной феномен, нужно использовать самую простую.

Принцип в биологии – то же, что и правило в биологии, но обычно реализуемое в цепи следующих друг за другом событий или закономерностей. Вследствие этого принцип в биологии означает закономерные процессы и поэтому четкого разграничения между терминами «принцип», «закон» и «правило» не существует.

Принцип взаимности, син. принцип нравственного поведения. Золотое правило: *«Веди себя так, как ты бы хотел, чтобы поступали по отношению к тебе» («Чего не желаешь себе, того не делай другим»)*.

Принцип дополнителности – принцип Н. Бора, согласно которому при экспериментальном исследовании микрообъекта могут быть получены одновременно точные данные либо об его энергии и импульсе, либо о поведении в пространстве и времени. Принцип находит более широкое толкование при объяснении явлений в природе и социуме.

Принцип Ле Шателье – возникновение разомкнутости круговорота биогенного вещества, сопровождающееся изменением плотности его массы на единицу земной поверхности, что ведет к направленной компенсации этого изменения. В настоящее время глобальная биота не в состоянии компенсиро-

вать происшедшее изменение плотности массы биогенного вещества, что ведет к нарушению функционирования и устойчивости биосферы. В современном изложении принцип гласит: *«Система, выведенная внешним воздействием из состояния с минимальным производством энтропии (высокоупорядоченная), стимулирует развитие процессов, направленных на ослабление внешнего воздействия»*. В учении о биосфере принцип Ле Шателье отражает способность живого вещества восстанавливать экологические условия, нарушенные в результате природных катастроф или антропогенного воздействия.

Принцип основателя – особь-основатель (*основательница*) новой изолированной колонии или островной популяции несет в себе лишь незначительную часть генетической информации и возможностей изменчивости, присущих той популяции, откуда она происходит.

Принцип структурности в биологии – все живое состоит из клеток.

Принцип фальсификации К. Поппера – критерием научности теории является ее фальсифицируемость или опровержимость. Если учение, например астрология, идеология, способно истолковать любые факты в свою пользу, т.е. неопровержимо, то оно уже только поэтому не может претендовать на статус науки.

Принцип Ф. Реди – все живое от живого.

Прионы – белковые инфекционные агенты, выделенные С. Прузинером в 1982 г. из ткани мозга овец, погибших от скрепи, и названные им скрепи-специфическим белком PrP^{Sc} (*scrapie*). Этот белок с молекулярной массой 27–30 кД, полимеризуясь, образует парные фибриллы размером 100×10–20 нм, склонные к агрегации.

Дальнейшие исследования позволили установить, что образование инфекционных прионовых белков PrP^{Sc} происходит не в результате их репродукции, а вследствие трансформации близких им по конфигурации молекул нейронального белка PrP^C (*cell – клетка*) при цепной реакции их взаимодействия или же в результате мутации гена, кодирующего нормальный нейрональный белок, в организме носителя вируса иммунодефицита. Накапливаясь в цитоплазматических везикулах, прионовые белки вначале нарушают функцию синапсов, затем

приводят к дегенерации нейронов, а позднее откладываются в виде амилоидных бляшек.

Прионовые формы белков отличаются высокой устойчивостью к УФ-облучению, ионизирующей радиации, ультразвуку, нуклеазам, формальдегиду, 70 %-ному этанолу и другим дезинфицирующим веществам, переносят высокие температуры, оставаясь жизнеспособными даже после 30-минутного нагревания при температуре 100 °С.

Столь же необычны и их биологические свойства. Прионы вызывают эндемическое заболевание куру, встречающееся только среди народности форэ, проживающей в восточной части острова Новая Гвинея, болезнь Крейтцфельда – Якоба у человека, «бешенство коров», скрепи у овец и некоторые другие болезни животных. Все они проявляются поражением центральной нервной системы, заканчиваются судорогами, парезами, параличами и неминуемой смертью.

Природа – все сущее, весь мир в многообразии его форм; объект естествознания; биосфера; совокупность естественных условий существования человеческого общества.

Природная очаговость инфекционных болезней – эволюционно возникшее явление, когда возбудитель болезни привязан к определенным территориям. Их выраженная зональность связана с природными взаимоотношениями между источником болезни и условиями среды обитания (*ландшафтные, климатические, погодные*). Источниками инфекции служат всевозможные животные (*чаще мышевидные грызуны*) и птицы. Заражение людей обычно происходит трансмиссивным путем через укусы членистоногих – комаров, главным образом, *Culex* и *Aedes*, клещей, мокрецов, москитов. Возможны и другие пути заражения: контактный, алиментарный, пылевой.

Комариные болезни имеют осенне-летнюю, а клещевые – весенне-летнюю сезонность. В тропическом поясе температурные условия обеспечивают круглогодичную циркуляцию возбудителя, которая может прекращаться или затрудняться во время сухого сезона. В умеренном климатическом поясе инфекции распространяются в весенне-летний период года преимущественно иксодовыми клещами, являющимися к тому же их резервуарами, так как передают вирусы потомству трансовариальным путем. Учение о природной очаговости разработано академиком Е.Н. Павловским.

Приспособленность – важнейшая концепция в популяционной генетике, известная под названием *адаптивной* или

селективной ценности. У растений и животных, размножающихся половым путем, потомки отличаются по своему генному составу как от одной, так и от другой родительской особи. Вследствие этого лучше изучать действие отбора на гены, чем на организмы. Однако следует понимать, что отбор действует на отдельные организмы и лишь через них – на генотипы и гены.

Когда различия в приспособленности между отдельными особями связаны с наличием или отсутствием определенного аллеля (*или группы аллелей*) в генотипе, отбор действует на этот аллель и на генотип, в состав которого он входит. Результат действия отбора, определяющий направление эволюции, задается совместным влиянием всех генов на приспособленность организма.

Приспособленность генотипа – это среднее число потомков, оставленных этим генотипом, по сравнению со средним числом потомков у других, конкурирующих с ним генотипов. Следовательно, приспособленность – количественная мера успеха размножения. Приспособленность – есть функция ко-эффициента отбора. Высокая приспособленность означает детерминированный генетически успех в размножении; она не указывает на какие-то определенные причины успеха, которые могут сильно варьировать. Таким образом, различают две категории приспособленности: 1) адаптированность, или степень приспособления особи (*популяции*) к условиям своей среды и обусловленную этим способность оставлять больше потомков; 2) успех размножения как таковой.

Приспособленность дарвиновская – приспособленность генотипа к определенным условиям среды, проявляющаяся в его способности к размножению. Лучше приспособленные оставляют больше потомков.

Причина – философская категория, отображающая одну из форм всеобщей связи и взаимодействия явлений. Под причиной (*лат. causa*) понимается явление, действие которого вызывает, определяет, изменяет, производит или влечет за собой другое явление; последнее называется *следствием*. Одна и та же причина при разных условиях вызывает неодинаковые следствия. Различие между причиной и условием относительно. Каждое условие в определенном отношении является причиной.

Причинность – связь между причиной и порождаемым ею следствием. Причина может исчезнуть после произведенного ею действия, но может также полностью или частично существовать в составе самого следствия или же вне его. Следствие,

произведенное некоторой причиной, само становится причиной другого явления, которое, в свою очередь, оказывается причиной третьего и т.д. Эту последовательность явлений называют *причинно-следственной связью*.

Пробанд (нем. Proband) – индивид, у которого изучаемый генетический детерминированный признак проявился в первый раз. С пробанда начинается сбор родословной.

Пробле́ма (греч. problema – задача, задание) – осознание субъектом (*обществом*) невозможности разрешить трудности и противоречия, возникшие в определенной ситуации, средствами имеющихся знаний и ранее полученного опыта.

Провизорные органы (нем. Provisorisch – предварительный, временный) – временно функционирующие специальные внезародышевые органы, обеспечивающие связь зародыша со средой. Назначение провизорных (*временных*) органов – обеспечение жизненных функций зародыша в разнообразных условиях среды. Степень развития и функция этих органов различны. Для всех животных, яйца которых богаты желтком (*рыбы, рептилии, птицы*), характерен такой провизорный орган, как желточный мешок. У млекопитающих редуцированный желточный мешок входит в состав плаценты.

В стенки желточного мешка врастают кровеносные сосуды, образующие по всей поверхности желтка густую капиллярную сеть. Клетки стенки желточного мешка выделяют ферменты, расщепляющие питательные вещества желтка, которые поступают в кровеносные капилляры и далее в органы зародыша. Желточный мешок – это также первый кроветворный орган зародыша, место размножения клеток крови.

Прови́рус – двухцепочечная последовательность ДНК, встроенная в хромосому эукариот, соответствующая ДНК-транскрипту ретровирусов.

Програ́мма (греч. programma – предписание, объявление, распоряжение) – содержание и план выполнения работ.

Программа генетическая – последовательность биологических событий, запрограммированная в генетическом коде.

Продуктивность сообществ – скорость, с которой продуценты экосистемы фиксируют солнечную энергию в химических связях синтезируемого органического вещества.

Продукция биологическая (лат. productio – производу, создаю) – количество органического вещества, созданного растениями (*первичная продукция*), животными и микроорганизмами (*вторичная продукция*) или экосистемой в целом за еди-

ницу времени в расчете на единицу площади или объема. У растений различают валовую и чистую продукцию.

Валовая первичная продукция – количество вещества, создаваемого растениями за единицу времени при данной скорости фотосинтеза. Часть этой продукции идет на поддержание жизнедеятельности самих растений (*траты на дыхание, выделение летучих веществ*). Расход энергии на дыхание у большинства сельскохозяйственных культур составляет около 40 %. Оставшаяся часть созданной органической массы характеризует чистую первичную продукцию, которая представляет собой величину прироста растений.

Чистая первичная продукция является энергетическим резервом для консументов и редуцентов. Перерабатываясь в цепях питания, она идет на пополнение массы гетеротрофных организмов.

Прирост за единицу времени массы консументов – вторичная продукция сообщества. Величина продукции служит мерой биологической продуктивности любых сообществ растений и животных (табл. 4).

Таблица 4. Годовая продуктивность материковых и морских экосистем

Экосистемы	Площадь, млн км ²	Общая продукция растений (чистая первичная продукция), млрд т	Общая продукция животных (вторичная продукция), млн т
1	2	3	4
Материковые:	149	115	909
влажные тропические леса	17	37,4	260
тропические сезонно-зеленые леса	7,5	12	72
вечнозеленые леса умеренного пояса	5	6,5	26
листопадные леса умеренного пояса	7	8,4	42
тайга	12	9,6	38
лесостарниковые сообщества	8,5	6	30
саванна	15	13,5	300
лугостепь	9	5,4	80
тундра и высокогорье	8	1,1	3
пустыни и полупустыни	18	1,6	7
сухие пустыни, скалы, пески	24	0,07	0,02
болота мангровые и низинные	2	4,0	32
озера и водостоки	2	0,5	10
культивируемые земли	14	9,1	9

Окончание табл. 4

1	2	3	4
Морские:	361	55,0	3025
открытый океан	332	41,5	2500
апвеллинги*	0,4	0,2	11
континентальный шельф	26,6	9,6	430
заросли водорослей и рифы	0,6	1,6	36
эстуарии**	1,4	2,1	48

* Апвеллинг – подъем к поверхности океана глубинных вод, богатых биогенными элементами.

** Эстуарии – затопляемые устья реки.

Продуценты (лат. *producens* – производящий, создающий) – зеленые растения, осуществляющие фотосинтез, и бактерии, способные к хемосинтезу. Продуценты создают (*продуцируют*) первичное органическое вещество.

Прокариоты (лат. *pro* – перед, раньше, *греч.* *karyon* – ядро) – микроорганизмы, не имеющие ограниченного мембраной ядра (*бактерии, архе- и цианобактерии, риккетсии и микоплазмы*). Аналог ядра – нуклеоид в виде циркулярно замкнутой молекулы ДНК, закрепленный на бактериальной мембране, соответствует хромосоме. При удвоении нуклеоида его две копии расходятся в дочерние клетки. Митоз и сплайсинг у прокариот отсутствуют. Они лишены хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, центриолей, имеющих у эукариот. Различия между прокариотами и эукариотами так существенны, что в их систематике выделяют надцарства.

Проксимальный (лат. *proximus* – близкий) – расположенный ближе к точке отсчета, обычно к основной части тела или месту прикрепления (*антоним – дистальный, т.е. отдаленный*). Например, в руке плечо – проксимальный отдел по отношению к предплечью, а кисть – дистальный.

Пролиферация (лат. *proles* – отпрыск, потомство, *fero* – несу) – увеличение числа клеток (*или только геномов при полиплоидии*) путем митоза, приводящее к росту ткани, в отличие от других способов увеличения ее массы, например вследствие отека. Интенсивность пролиферации регулируется стимуляторами и ингибиторами, вырабатываемыми как за пределами пролиферирующих клеток (например, гормонами), так и внутри них.

Промилле (лат. *promille* – на тысячу) – тысячная часть числа, обозначается ‰.

Промóтор (*лат.* *promoveo* – продвигаю) – участок ДНК, ответственный за связывание РНК-полимеразы, осуществляющей транскрипцию.

Проницаемость – способность клеток и тканей поглощать, выделять и транспортировать химические вещества, пропускающая их через клеточные мембраны, стенки сосудов и клетки эпителия. Живые клетки и ткани находятся в состоянии непрерывного обмена химическими веществами с окружающей средой. Основным барьером на пути движения веществ является клеточная мембрана. Поэтому механизмы проницаемости обусловлены структурой биологических мембран. Различают пассивную проницаемость (*диффузию*), активный транспорт веществ и особые случаи проницаемости, связанные с фагоцитозом и пиноцитозом.

Протестическая группа – небелковая часть молекул ферментов. Может иметь различную химическую природу – от атомов металлов до нуклеотидов.

Протеа́за – фермент, расщепляющий белки путем гидролиза пептидных связей. Например, фермент желудочного сока пепсин разрывает пептидные связи, NH-группы которых принадлежат ароматическим аминокислотам: тирозину, фенилаланину или триптофину. Поэтому в желудке происходит только частичное переваривание белков.

Протеасóмы (*греч.* *protos* – первый, первичный, *soma* – тело) – два клеточных органоида, в которых разрушаются отработанные белки, различающиеся молекулярной массой. Протеасома имеет форму полого цилиндра высотой 15–17 нм и диаметром 11–12 нм. Состоит из четырех лежащих друг на друге колец двух типов. Каждое кольцо содержит семь белковых субъединиц и включает 12–15 полипептидов. На внутренней стороне цилиндра находятся три протеолитические камеры. В центральной из них расщепляются ставшие неполноценными и токсичными для клетки собственные белки. При этом маркировкой ненужных белков занимается ферментная система убиквитирования, в состав которой входит белок убиквитин (*лат.* *ubique* – вездесущий), связывающийся с молекулой отработанного белка, подлежащего разрушению. Сигналами для убиквитирования и последующей деградациии белков могут служить нарушения их структуры. Имеются данные, что патогенез фиброкистоза, синдрома Ангельмана, нейродегенеративных болезней включает нарушения в работе протеасомной системы по протеолизу собственного белка (рис. 20).

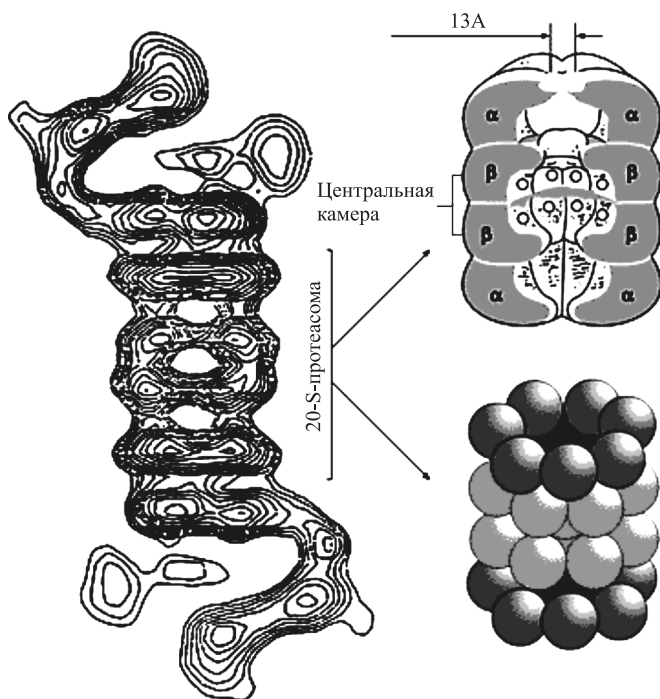


Рис. 20. Схема строения 20-S-протеасомы и протеолитической камеры, участвующих в разрушении изношенных белков и процессинге антигенов

Протеиды – сложные белки, содержащие небелковый компонент. В зависимости от его химической природы протеиды подразделяются на нуклеопротеиды, липопротеиды, фосфопротеиды.

Протеины (греч. protos – первый) – белки (ферменты), состоящие только из остатков аминокислот.

Протеолиз – ферментативный гидролиз белков.

Протеом – набор белков клетки. У разных клеток протеом неодинаков. К тому же он постоянно меняется в зависимости от фазы клеточного деления, тканевой специализации клетки, стадии ее дифференцировки, состояния, в котором она находится, и пр. Пока известно лишь то, что в эритроците содержится около 260 млн молекул гемоглобина, а в специализированных клетках паренхимы печени и легких в любой фазе их

развития обнаруживается около 10 тыс. различных белков в самых разнообразных соотношениях. Проблемой протеомов занимается протеомика – суперновое направление в биологии.

Прото... (*греч.* protos – первый) – часть сложных слов, означающая «первый», например Protozoa – «первые животные».

Протодерма (*греч.* protos – первый, derma – кожа) – первичная меристема, из которой развивается эпидерма.

Протоонкогэн – первоначальная здоровая форма гена, который может дать начало онкогену.

Профа́за (*греч.* pro, phasis – форма) – ранняя стадия деления ядра, во время которой хромосомы укорачиваются, утолщаются и перемещаются в область экватора.

Проферменты (зимогены) – неактивные формы белков – предшественников пищеварительных ферментов.

Процесс (*лат.* processus – продвижение) – количественное или качественное изменение характеристик объекта в течение определенного времени. Последовательная смена явлений, состояний в развитии чего-либо. Процесс человеческой деятельности включает три этапа: цель, средство, результат.

Процесс конститутивный – процесс, идущий непрерывно, как пиноцитоз, а не индуцированный специальными сигналами, как фагоцитоз.

Процессинг в биологии (*англ.* processing – обработка, переработка) – совокупность процессов образования зрелых молекул РНК и белков в клетке. Включает ряд последовательных расщеплений молекулы-предшественника эндонуклеазой или протеиназами.

Процессингу подвергаются функционально неактивные молекулы рибонуклеиновых кислот (*mРНК, рРНК, мРНК*) и многих белков.

В клетках эукариот происходит особый тип процессинга – сплайсинг (*англ.* splice – сращивать, соединять), которому подвергаются предшественники мРНК, а также некоторые тРНК и рРНК. В молекулах этого типа кодирующие и некодирующие последовательности нуклеотидов чередуются. При сплайсинге некодирующие участки (*интроны*) удаляются, а кодирующие (*экзоны*) сшиваются, образуя активные молекулы РНК.

Процессинг у большинства эукариотических клеток осуществляется в ядре с помощью специального фермента или группы ферментов. У ресничной инфузории *Tetrahymena* сплайсинг осуществляет сама молекула, обладающая ферментативной функцией. При процессинге пищеварительных ферментов, коллагена,

гормонов наиболее часто удаляется так называемый сигнальный пептид на NH_2 -конце полипептидной цепи.

Процессы морфогенетические – размножение и агрегация клеток, дифференцировка клеток, тканей и органов; рост; миграция клеток; межклеточные взаимодействия; гибель клеток.

Прузинер Стенли Бен (1942) – американский врач, невропатолог и биохимик, выделивший от больных овец, страдающих деструкцией мозга, особые инфекционные агенты, названные *прионами*, за что в 1997 г. получил Нобелевскую премию. Как оказалось, прионы являются также возбудителями «бешенства» коров, домашних норок и одомашненных оленей и лосей, а у людей – болезни Крейтцфельда – Якоба. Все эти болезни теперь стали называть *прионовыми инфекциями*. Открытие С. Прузинера, возможно, поможет раскрыть патогенез (*механизм развития*) других прогрессирующих слабоумий у людей и создать новую стратегию их лечения.

Псёвдо... (*греч.* pseudos – ложный) – часть сложных слов, означающая «ложный».

Псевдогён – нефункциональный ген, по последовательности оснований очень сходный с хорошо известным структурным геном, но утративший его функцию или из-за потери сигнализации транскрипции (*промоторной последовательности*), или из-за предотвращающей ее мутации. У человека, например, имеется около одной тысячи генов, отвечающих за обоняние, более половины из них превратились в псевдогены и не принимают участия в формировании рецепторов обоняния.

Псевдогермафродитизм, *син.* ложный гермафродитизм – состояние, при котором индивидуум с мужским генотипом ХУ, обладающий яичками, или с женским генотипом ХХ и яичниками имеет вторичные половые признаки своего и противоположного пола.

Психологические технологии, или кóпинги (*англ.* to cope – справиться, совладать) – научно разработанные методы борьбы с несчастьями; осознанно применяемая человеком стратегия и приемы, противодействующие факторам, разрушающим его личность.

Р

Равновесная система – изолированная система, в которой господствует тенденция нарастания энтропии и среднестатистического распределения элементов.

Радикалы свободные – реакционноспособные парамагнитные элементы или короткоживущие свободные радикалы с неспаренным электроном, обозначаемые штрихами; возникают в целом ряде биохимических реакций окисления.

Развѣѣтие – взаимосвязанный процесс роста и дифференциации организмов. Различают индивидуальное развитие, или онтогенез, и историческое развитие, или филогенез.

Раздражѣмость – способность организма реагировать на внешние или внутренние раздражители и тем самым адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

Раздражѣтель (стимул) – любое воздействие, способное вызвать реакцию живой ткани, включающую изменения в ее структуре и функции. Различают внешние раздражители, например свет и звук, химическое и механическое воздействие на органы чувств, и внутренние, связанные с нарушениями во внутренней среде организма.

Размножѣние – самовоспроизведение на организменном уровне, которое выражается в увеличении численности особей, сопровождающееся сменой поколений. Размножение обеспечивает существование популяции. Скорость размножения тем меньше, чем более независим организм от влияний факторов окружающей среды или чем ярче выражена его забота о потомстве.

Рак – болезнь, которая возникает из-за неконтролируемого роста и деления эпителиальных мутантных соматических клеток.

Рамка считывания – линейная последовательность кодонов (*групп из трех смежных нуклеотидов*) в молекуле нуклеиновой кислоты.

Раса (*фр. race*) – большая популяция индивидов, отличающаяся высокой степенью общности генов в генофонде. Различают три большие расы людей: негроидную, монголоидную и европеоидную. К ним нередко добавляют две меньшие группы – койсанидов, или капоидов (*бушменов и готтентотов*) и австралоидов (*австралийских аборигенов и негритосов*).

Образование рас связывают с тем, что в последний ледниковый период евразийский континент был разделен ледниками на три области. Это явилось условием для раздельной эволюции белой расы людей на западе, монголоидов – на востоке и негроидов – на юге. Современные регионы расселения трех больших рас не совпадают с теми областями, в которых они формировались, что объясняется их миграцией.

Рассудок и разум – философские категории, в которые вкладывают способность оперировать добытыми знаниями (*рассудок*) и создавать их (*разум*).

Расщепление – расхождение генов по разным гаметам на основе вероятного распределения хромосом в мейозе. Распределение генов при этом соответствует распределению хромосом.

Рационализм (лат. rationalis – разумный, ratio – разум) – философское направление, признающее разум основой познания и поведения людей.

Ре... (лат. гео) – приставка, указывающая на повторно возобновляемое действие или на противодействие.

Реакции норма – см. Норма реакции генотипа.

Ревертаза (обратная транскриптаза) – РНК-зависимая ДНК-полимераза ретровирусов. Этот фермент попадает в клетку вместе с вирусом, обеспечивая вначале синтез на вирусной РНК-матрице одноцепочечной ДНК-копии, а затем – двухцепочечного ДНК-транскрипта. Далее вирусный транскрипт приобретает кольцевую форму и встраивается в клеточную ДНК, становясь составной частью хромосомы.

Регенерация (лат. regeneratio – возрождение, возобновление) – восстановление организмом утраченных или поврежденных органов и тканей, а также восстановление целого организма из его части. В большей степени присуща растениям и беспозвоночным животным, в меньшей – позвоночным.

Регресс (лат. regressis – обратное движение) – тип развития, для которого характерен переход от высшего к низшему, в частности у паразитов, ведущих внутриполостной или внутриклеточный образ жизни, упрощается структурная организация и утрачивается функциональная активность.

Регулирование в биологической системе – совокупность процессов, направленных на поддержание ее структуры и обеспечение нормального режима функционирования.

Регуляторная область – сегмент ДНК, контролирующий наличие и степень экспрессии гена.

Регуляторный ген – ген, опосредующий синтез репрессоров, способных взаимодействовать с геном-оператором, угнетая его возможность активировать структурные гены (таким образом предупреждается синтез полипептида).

Регуляция клеточного цикла – генетически запрограммированный контроль над фазовой последовательностью протекания митоза. В механизме контроля митоза участвуют многие гены, детерминирующие молекулы-регуляторы, которые воспринимают митогенные сигналы и инициируют его нормальное завершение. Лучше всего изучена регуляция клеточного цикла у дрожжей. В его реализации участвуют более ста генов.

Среди них, в частности, был выделен ген (*start*), который запускает переход от фазы G_1 к фазе S. При этом было введено понятие точки контроля, или сверочной точки, когда перед началом митоза клетка проверяет правильность репликации генетического материала. В последующем выяснилось, что в цикле имеется несколько «сверочных точек» – по одной на каждый G_1 -, S-, G_2 -период митоза. Поэтапное свершение митоза по данным точкам предохраняет возникновение клеток с дефектным геномом. Если обнаруженные генетические дефекты не удается устранить, клетка получает сигнал на апоптоз (*запрограммированную гибель*). В последующем был открыт ген, отвечающий за переход к митозу.

Редактирование – молекулярный механизм коррекции ошибок при репликации, транскрипции или трансляции.

Редактирование матричной РНК – это матрично-зависимый процесс модификации РНК с помощью фермента эдитазы, которая трансформирует ее кодоны так, что при трансляции образуются новые белки. Кроме того, есть и другой тип редактирования мРНК, когда в четко определенные ее участки встраиваются и (или) удаляются за счет специальных гидовых РНК дополнительные уридиловые нуклеотиды. При этом образуются две РНК – неотредактированная мРНК и отредактированная тРНК.

Редукционное деление – уменьшение диплоидного набора хромосом вдвое в 1-м делении мейоза.

Редукция (*лат. reductio* – приводящий обратно, отодвигание назад) – уменьшение размеров органов, упрощение их строения, а нередко – утрата свойственной им функции. Иногда редукцией называют полное исчезновение органа или ткани в процессе эволюции (*филогенетическая редукция*).

Редуценты (*лат. reducentis* – возвращающий назад), *син.* деструкторы – бактерии, грибы, черви, насекомые, другие почвенные и водные организмы, превращающие органические вещества в неорганические.

Резерваты (*лат. reservatus* – сохраненный) – аналоги запоедников по своему назначению и режиму их охраны во многих зарубежных странах.

Резистентность организма (*лат. resistentia* – сопротивление, противодействие) – устойчивость, например, к антибиотикам у микроорганизмов или инфекционным болезням у человека.

Резорбция (*лат. resorbeo* – поглощаю) – то же, что всасывание и рассасывание (*в медицине*).

Рёзус-фáктор, Rh-фáктор (лат. rhesus – вид обезьян *Macacus rhesus*) – система аллогенных антигенов крови человека, независимая от системы АВ0 и других генетических маркеров. Синтез антигенов резус-фактора контролируется генами первой пары хромосом. Наличие в эритроцитах резус-фактора кодируется шестью генами, сцепленными в двух связках по три в каждой на второй хромосоме. Таким образом, каждый человек содержит шесть генов (Д-d, С-с, Е-е), контролирующих синтез резус-фактора. По наличию или отсутствию резус-фактора выделяют резус-положительные (около 85 % людей) и резус-отрицательные (около 15 % людей) организмы. При повторных переливаниях резус-отрицательным лицам резус-положительной крови или при беременности резус-отрицательной женщины резус-положительным плодом возможны тяжелые иммунные осложнения, связанные с выработкой антирезусных антител. Резус-фактор у человека был открыт Ландштейнером и Винером (1940) с помощью иммунной сыворотки кроликов, которых иммунизировали эритроцитами обезьян макак-резус.

Рекапитуля́ция (лат. recapitulatio – повторение) – возобновление в индивидуальном развитии организмов признаков далеких предков.

Рекомбинантная ДНК – молекула ДНК, образованная из двух или нескольких гетерологичных молекул, в частности «собранный» in vitro ДНК от разных организмов.

Рекомбинантная изменчивость (лат. re – вновь, combino – связывать) – наследственная изменчивость, возникающая при интеграции экзогенной ДНК (отдельных участков, целых генов) в геном клетки или вируса. При рекомбинации наблюдается как замещение ДНК, так и ее добавление. По теории «разрыв–воссоединение», замещение участков ДНК реализуется в процессе кроссинговера с участием специальных генов, детерминирующих репарационные процессы в клетке. Замещенный участок собственной ДНК вырезается и выбрасывается с помощью эндоклеточных нуклеаз. Встраивание нового фрагмента ДНК осуществляется ферментами типа лигаз. Поскольку при рекомбинациях ДНК не разрушается, а лишь модифицируется, то перестройка генетических структур, в отличие от мутации, не вызывает летальных эффектов. Особенностью рекомбинационной изменчивости служит и то, что фенотипическое выражение нового признака (признаков) обнаруживается сразу же после интеграции экзогенной ДНК.

Частота рекомбинации различна. Она зависит от эффективности кроссинговера и механизма передачи экзогенной ДНК. Объединение генетического материала может происходить при половом и парасексуальном процессах.

Основными видами рекомбинации у эукариот являются: 1) рекомбинация несцепленных (*находящихся в разных хромосомах*) генов в результате независимого распределения гомологичных пар хромосом в мейозе; 2) рекомбинация при случайной встрече гамет при оплодотворении; 3) рекомбинация сцепленных генов и несущих их гомологичных хромосом в результате кроссинговера. У бактерий механизмы передачи ДНК бывают низкочастотные (*трансформация, трансдукция, конъюгация с передачей хромосомы*) и высокочастотные (*конъюгационная передача плазмид, лизогенизация и фаговая конверсия*). В большинстве случаев передача генетической информации осуществляется бактериальными плазмидами.

Рекомбинация – образование новых сочетаний генов на хромосоме.

Рекреация (лат. recreatio – восстановление) – восстановление сил человека, израсходованных в процессе труда.

Релаксация (лат. relaxatio – уменьшение напряжения, ослабление) – процесс установления полного или частичного термодинамического равновесия в системе, состоящей из большого числа элементов; снятие физического, эмоционального и психического напряжения.

Реликты (лат. relictum – остаток) – организмы или явления, сохранившиеся как пережиток минувших эпох, как остаток далекого прошлого. К реликтовым животным относятся выхухоль, гаттерия, обитавшие много миллионов лет тому назад.

Релятивизм (лат. relativus – относительный) – методологический принцип, состоящий в абсолютизации относительности и условности знания, ведущий к отрицанию возможности познания объективной истины.

Ремонтантность (фр. remontant – снова цветущий) – способность растений к повторному или многократному цветению и плодоношению в течение одного вегетативного периода. Наблюдается у земляники, малины, апельсина, лимона, редко – у вишни, яблони, груши, сирени.

Ренатурация – восстановление нормальной трехмерной структуры нуклеиновой кислоты или белка.

Репарация ДНК – исправление повреждений в молекуле ДНК и восстановление ее исходной структуры. Репарация осу-

ществляется с помощью ферментов репарации. Репарационные системы находятся под контролем специальных генов.

Среди наиболее простых механизмов репараций, восстанавливающих одноцепочечные повреждения ДНК, различают пять видов репараций: фото- и терморепарацию, темновую, реактивацию хозяином, ультрафиолетом.

Лучше других изучена репарация повреждений ДНК ультрафиолетовыми лучами. Она осуществляется двумя путями: облучением бактерий мощным источником видимого света (*фоторепарация*) или помещением их в абсолютную темноту. Репарирующее действие видимого света связано с активацией фотореактивирующего фермента, который разрывает пиримидиновые димеры.

Темновая репарация осуществляется поэтапно несколькими ферментами. На первом этапе они вырезают и удаляют поврежденный участок ДНК, затем вырезают фрагменты ДНК, прилегающие к области повреждения. На последующих этапах темновой репарации происходит ресинтез удаленного участка и интеграция нового фрагмента в молекулу ДНК. В вырезании и дезагрегации поврежденной нити ДНК принимают участие три фермента типа эндонуклеаз, в процессах синтеза и сшивания новых фрагментов – ДНК-полимераза и ДНК-лигаза.

Репарация хозяином – это реактивация повреждений ДНК у фагов, вызванных ультрафиолетовым облучением, с помощью ферментов темновой репарации, которые принадлежат интактным бактериям. Ультрафиолетовая репарация, как и репарация хозяином, является процессом восстановления повреждений фагов бактериями, активность которых повышается под влиянием малых доз УФ-лучей.

Терморепарация – процесс восстановления жизнеспособности поврежденных бактерий путем инкубирования культур при температуре 42–45 °С. Механизм терморепарации не выяснен.

В тесной связи с репаративными возможностями бактерий находится проблема антимутагенеза. Эта новая область науки начала развиваться совсем недавно, но в опытах на микроорганизмах уже обнаружены антимутагенные свойства у различных химических веществ, в том числе и у мутагенных (*кофеин, гистидин, полиамины, акридины*).

Репликация (лат. replicatio – повторение), *син.* редупликация, ауторепродукция, аутосинтез НК – процесс самовоспроизведения нуклеиновых кислот, обеспечивающий точное ко-

пирование генетической информации и передачу ее от поколения к поколению (рис. 21). В основе механизма репликации лежит ферментативный синтез ДНК на матрице ДНК или РНК на матрице РНК. Важное место среди ферментов репликации занимает ДНК-зависимая ДНК-полимераза.

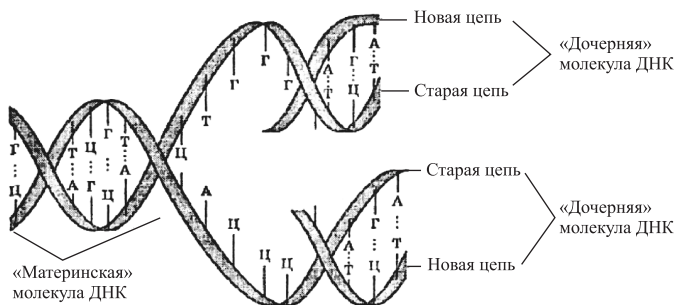


Рис. 21. Схема репликации ДНК. Каждая цепь «материнской» ДНК служит матрицей («формой») для синтеза «дочерней» ДНК

Репрезентативность (*фр.* *representatif* – показательный) – соответствие характеристик, полученных в результате выборочного наблюдения, показателям генеральной совокупности. Расхождение в этих показателях называют *ошибкой репрезентативности*.

Репрессия – ингибирование (*подавление*) транскрипции (или *трансляции*) за счет связывания белка репрессора со специфическим сайтом на ДНК (или *мРНК*).

Репрессор (*лат.* *repressor* – ограничивающий, сдерживающий) – регуляторный белок, подавляющий транскрипцию генов регулируемого им оперона в результате связывания с его регуляторным участком, что приводит к прекращению синтеза соответствующей мРНК. Этот белок-репрессор синтезируется под контролем гена-регулятора в количестве 10–20 молекул на клетку в активной или неактивной формах.

Репрессорный ген – ген, предотвращающий транскрипцию неаллельных генов.

Репродуктивное здоровье – состояние полного физического, умственного и социального благополучия при отсутствии заболеваний репродуктивной системы.

Репродуктивная система – совокупность органов и систем организма, обеспечивающих функцию воспроизводства (*деторождения*).

Рестриктазы (ферменты рестрикции) – группа бактериальных эндонуклеаз, расщепляющих молекулу ДНК на отдельные сегменты с липкими концами, к которым легко присоединяются другие рестриктазные фрагменты. Первые рестриктазы получил Г. Смит, а применил их как «молекулярные ножницы» для получения генов и составления генных карт Д. Натанс, за что они совместно с В. Арбером, открывшим механизм рестрикции, были удостоены в 1978 г. Нобелевской премии. В настоящее время генные инженеры располагают сотнями рестриктаз. Каждая из них расщепляет ДНК независимо от ее происхождения по строго определенным сайтам (участкам) узнавания нуклеотидных последовательностей. Величина получаемых при этом фрагментов ДНК зависит от частоты встречаемости сайтов узнавания в молекуле ДНК и ее длины. Так, если сайт узнавания составляет 4 пары нуклеотидов (пн), то он обычно повторяется через 256 пн, при длине 5 – через 1024; 6 – через 4096; 7 – через 16 384; 8 пн – через 65 536 пн. С учетом этого для получения фрагментов ДНК, по величине соизмеримых с генами, естественно, выбирают рестриктазы с редко встречаемыми сайтами узнавания нуклеотидных последовательностей. Такой рестриктазой, в частности, является EcoR1, образование которой детерминировано в кишечной палочке плазмидой R1. Специфически распознаваемые ею нуклеотидные последовательности встречаются в молекулах ДНК не чаще, чем через 4000–16 000 пн. Следовательно, фрагмент ДНК, образующийся под действием EcoR1, может включать 2 и более генов (*1 ген у бактерий в среднем содержит 1000–1500 пн*).

Полученные гены, однако, не всегда соответствуют функционирующим, так как сайты расщепления рестриктаз в исходных молекулах ДНК оказываются в их пределах. Это приводит к дроблению структурных генов или к утрате ими регуляторных последовательностей. В подобных случаях выделенные гены подключают к промоторам или же прибегают к процедуре наращивания недостающих нуклеотидов. Плохо функционирующий ген активируют дополнительными вставками аналогичных ему генов, что называют тандемной амплификацией (*англ. tandem – один за другим, лат. amplificatio – увеличение*), а к генам со сдвигом рамки считывания добавляют линкеры (*англ. link – связующее звено*), чтобы подстроить их под рамку считывания предшествующего гена или его фрагмента.

Успешное использование выделенного гена определяет, прежде всего, реципиентная клетка. Так, гены эукариот, в составе

которых, как известно, имеются не содержащие информации интроны, не экспрессируются в клетках прокариот, так как в них не происходят процессинг и сплайсинг и к тому же недеятельными оказываются промоторы. Напротив, экспрессия генов прокариот в бактериях достигается без особых трудностей.

Ресу́рсы (*фр.* ressource – вспомогательное средство) – различают ресурсы биологические, генетические и природные.

Ретрови́русы – семейство РНК-вирусов, содержащих реверсальную (*обратную*) транскриптазу, или РНК-зависимую ДНК-полимеразу, синтезирующую ДНК на матрице их РНК. Ретровирусы вызывают лейкозы, саркомы, опухоли молочных желез у животных, а один из них – ВИЧ-инфекцию (*СПИД*).

Ретротранспозо́ны – мобильные элементы, мультиплицирующиеся в геномной ДНК клеток человека и животных, по структуре близкие к имеющимся у ретровирусов. Свое название получили в связи с тем, что кодируют белковые продукты, похожие на обратные транскриптазы. Содержание ретротранспозонов в геноме может достигать 3 % от общего количества в нем ДНК.

Рефлэксия (*лат.* reflexio – обращение назад) – размышления, суждения; анализ собственной мысли и переживаний; самопознание. В философии – форма осмысления своих собственных действий.

Рецепторы клеток (*лат.* receptor – принимающий, receptio – принимаю, получаю) – белковые молекулы мембраны клетки, воспринимающие химические сигналы, которыми могут быть гормоны, нейромедиаторы, цитокины. Связавшись с рецептором, эти лиганды изменяют активность ферментов или мембранный потенциал, что активирует или ингибирует деятельность клетки.

Рецеп́ция (*лат.* receptio – принятие) – восприятие энергии раздражителей и преобразование ее в нервное возбуждение.

Рецессивный (*лат.* recessus – отступление, удаление) – признак или соответствующий аллель, который проявляется только в гомозиготном состоянии.

Рецессивный аллель – аллель, не проявляющийся в гетерозиготе вследствие инактивации или отсутствия его продукта.

Реципие́нт (*лат.* recipientis – получающий, принимающий) – человек, которому переливают кровь, пересаживают какой-либо орган, ткань или клетки (сердце, кожа, костный мозг) другого организма с лечебной целью.

Реципрокные скрещивания (лат. *reciprocus* – взаимный) – два последовательных скрещивания, которые характеризуются взаимно противоположным сочетанием анализируемого признака и пола у организмов, принимающих в них участие. Так, если в одном скрещивании у животных самка имела доминантный признак, а самец – рецессивный, то во втором скрещивании, реципрокном первом, самка должна иметь рецессивный признак, а самец – доминантный.

Речь – это использование языка, состоящего из слов, их сочетаний, предложений. С ее помощью можно описать предметы и события, рассказать о прошлом, сообщить о настоящем, поговорить о будущем, передать другим свой и чужой опыт. Только люди обладают высокоразвитой и сложной речью. Есть еще и «первичная» речь, присущая также животным, – мимика, жесты, позы, голосовые реакции.

Рибозимы – РНК, которые способны катализировать специфические химические превращения полинуклеотидных цепей других молекул РНК, т.е., как и белки, наделенные свойствами ферментов.

Рибонуклеиновые кислоты (РНК) – высокомолекулярные органические соединения, состоящие из четырех типов нуклеотидов. Каждый из них содержит одно из четырех азотистых оснований (*аденин, гуанин, цитозин или урацил*), пятиуглеродный сахар рибозу и фосфатный остаток. Общее содержание нуклеотидов в разных типах РНК варьирует от 75 до 10 тыс. Клеточные РНК являются одноцепочечными структурами. У некоторых молекул РНК цепь нуклеотидов образует петли, или «шпильки» с двухцепочечной структурой, стабилизируемые взаимодействием оснований в парах А–У и Г–Ц.

Синтез разных классов РНК на матрице ДНК в эукариотических клетках осуществляется с помощью трех ферментов РНК-полимераз. Все классы РНК участвуют в реализации генетической информации. Некоторые РНК (*так называемые рибозимы*) обладают активностью ферментов. В соответствии с функцией и структурными особенностями различают РНК рибосомальные (*pРНК*), транспортные (*mРНК*), информационные (*иРНК*), или матричные (*мРНК*), и низкомолекулярные (*нмРНК*).

Рибосома – органоид клетки, состоящий из большой и малой субъединиц, обозначающихся по константе седиментации (*S*) соответственно 60S и 40S, а у бактерий – 50S и 30S, который осуществляет трансляцию, т.е. синтез белков. Они образуются у эукариот путем самосборки в ядрышке, затем посту-

пают через поры ядра в цитоплазму или же располагаются в ней на мембранах эндоплазматической сети. Прикрепленные к мембранам рибосомы синтезируют белок «на экспорт», а свободные в цитоплазме – для нужд самой клетки. Инициация трансляции начинается на активных рибосомах строго упорядоченным образом, что обеспечивается их функциональными центрами, которые правильно ориентируют мРНК и тРНК относительно друг друга, катализируя согласованные между ними реакции.

Рибосомальные РНК (рРНК) – структурная основа рибосом, обеспечивающих синтез клеточных белков. В клетках эукариот рРНК синтезируются в ядрышке с помощью РНК-полимеразы I. Рибосомы прокариот, эукариот и митохондрий различаются по константе седimentации (*S*). Малая субъединица рибосомы эукариот содержит одну молекулу рРНК 18S и 33 молекулы различных белков, большая – три с константами

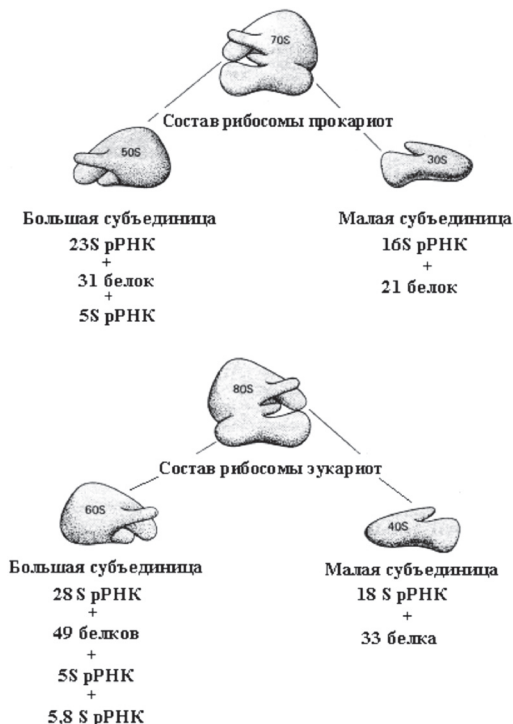


Рис. 22. Компоненты прокариотической и эукариотической рибосом

28S, 5S, 5,8S и 49 белковых молекул. У кишечной палочки малая субъединица имеет одну молекулу рРНК 16S, а большая – две с константами 23S и 5S (рис. 22).

РНК-зависимая ДНК-полимераза, *син.* обратная транскриптаза – фермент, катализирующий синтез ДНК на матрице РНК.

РНК матричные (мРНК), *син.* информационные (иРНК) – копии информативных участков (*экзонов*) генов и матрицы – формы для синтеза белков. мРНК составляют всего лишь около 5 % от общего количества РНК в клетке. У эукариот синтез мРНК осуществляется в ядре с участием РНК-полимеразы II. В нем же происходит ее созревание (*процессинг*), важнейшим этапом которого является сплайсинг, или вырезание неинформативных участков (*интронов*) и сшивание информативных (*экзонов*). Общее количество нуклеотидов в мРНК после сплайсинга обычно варьирует в пределах от нескольких сотен до нескольких тысяч, из них на некодирующую часть приходится около 60–70 % нуклеотидов.

В зрелой мРНК имеется непрерывная последовательность смысловых кодонов, которая должна читаться в направлении 5'–3' (*читается как «пять штрих», «три штрих»*) углеродных атомов. В зрелой мРНК различают 7 участков: на 5'-конце ее находится состоящий из нескольких нуклеотидов «*колпачок*», защищающий мРНК от экзонуклеаз; за «колпачком» находится «*нетранслируемый участок*», необходимый для связывания с малой субъединицей рибосомы; далее поочередно следуют иницирующий кодон АУГ, кодирующий аминокислоту метионин; кодирующая часть мРНК, которая содержит информацию о последовательности аминокислот в белковой молекуле; один из трех кодонов терминации (УАА, УАГ, УГА) и 3'-конец мРНК, который замыкается поли-А-фрагментом из 150–200 адениловых нуклеотидов, имеющих отношение к регуляции продолжительности жизни мРНК.

РНК транспортные (тРНК) – молекулы-транспортёры аминокислот к формирующимся на рибосомах белкам, имеющие форму клеверного листа. тРНК синтезируются в ядре с участием РНК-полимеразы III. Общее число нуклеотидов в молекуле тРНК не больше сотни, ввиду чего она имеет небольшую молекулярную массу (*около 25 кД*). Насчитывают более 50 видов тРНК. Это связано с тем, что из-за вырожденности генетического кода для доставки некоторых аминокислот используется не одна тРНК, а две-три и больше. Основными частями тРНК являются антикодон и акцепторная ветвь (*участок связывания аминокислоты*).

Антикодон – триплет оснований, комплементарный кодону. Если кодоном на мРНК является, например, УУУ, кодирующий аминокислоту фенилаланин, то соответствующим ему антикодом на молекуле тРНК будет ААА.

К акцепторной ветви тРНК с помощью фермента аминоксил-тРНК-синтетазы будет присоединена аминокислота фенилаланин (рис. 23).

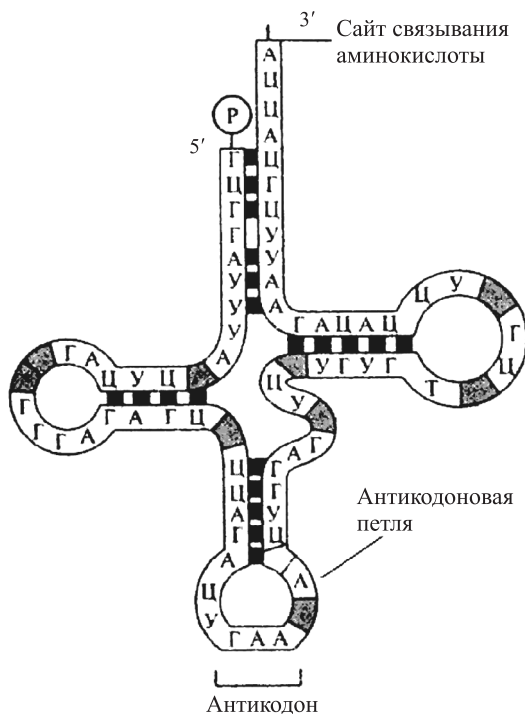


Рис. 23. Двухмерная модель транспортной РНК в виде клеверного листа, предложенная Холли

Ферменты, связывающие тРНК с аминокислотой, обладают строгой специфичностью. Существует 20 видов таких ферментов – по одному на аминокислоту. Следовательно, данные ферменты являются связующим звеном между генетическим кодом и аминокислотами, участвующими в синтезе белковой молекулы.

Ритм (греч. rheo – теку) – чередование каких-либо элементов, происходящее с определенной последовательностью.

Рише Шарль Робер (1850–1935) – французский бактериолог и патолог. В 1913 г. Рише была присуждена Нобелевская премия «*в знак признания его работ по анафилаксии*». Начало исследований по анафилаксии было связано с участием Рише в научной экспедиции по Средиземному морю, где ему было поручено исследовать экстракты ядовитых щупальцев актинии. Вводя их собакам с целью создания у них невосприимчивости к повторному попаданию яда, Рише вместо ожидаемого профилактического эффекта вызывал у них шок, от которого животные погибали. Это состояние беззащитности подопытных собак он назвал *анафилаксией* (греч. ана – вновь, arhylaxia – беззащитность). То же явление беззащитности впоследствии отметили многие ученые, вводя экспериментальным животным лечебную иммунную лошадиную сыворотку, а в некоторых случаях – при инъекциях безобидных химических препаратов. Рише объяснял это явление тем, что «*при анафилаксии в крови возникает вещество само по себе безобидное, но выделяющее сильный яд при смешении с антигеном*». Показав, что подобные вещества чаще всего являются белками, он разработал специфические диагностические пробы для выявления у людей гиперчувствительности к ним.

Род – систематическая единица, состоящая из группы видов, имеющих общее филогенетическое происхождение. Роды отчетливо отделены друг от друга. Сходные по происхождению роды объединяют в семейства, последние в отряды, классы и т.д.

Родословная (генеалогия) – схема, показывающая передачу изучаемых признаков в семье на протяжении нескольких поколений.

Родословное древо (филогенетическое древо) – древовидное изображение родственных отношений внутри любой таксономической группы организмов или всего органического мира, в основании которого представлены предковые формы, а на разветвлениях ствола – потомки.

Росс Роналд (1857–1932) – английский военный врач-паразитолог, экспериментально доказавший, что малярией людей заражают комары рода *Anopheles* (1897), инфицируясь сами при кровососании больных. В 1898 г. Р. Росс изучил цикл развития плазмодия птичьей малярии в организме комара. Затем доказал, что местом выплода комара являются водоемы,

обработка которых керосином приводит к гибели его личинок. Обосновал возможность достижения минимальной численности комаров, при которой наступает прерывание пути передачи малярии. В 1902 г. Р. Россу была присуждена Нобелевская премия *«за работы по малярии, показавшие, как она поражает организм, благодаря чему была заложена основа важных исследований этого заболевания и методов борьбы с ним»*.

Рост – увеличение биомассы и объема путем синтеза веществ, необходимых организму. Один из признаков жизни, необратимый процесс, регулируемый гормонами.

Ру Эмиль (1853–1933) – французский бактериолог и иммунолог, ближайший сподвижник Л. Пастера, один из основоположников серотерапии. Совместно с Йерсеном выделил дифтерийный токсин. После открытия Э. Берингом и С. Китагато антитоксинов дифтерии и столбняка разработал способ получения лошадиной антитоксической противодифтерийной сыворотки, применение которой вызвало переворот в лечении дифтерии. Работая с Нокаром, в 1898 г. выделил фильтрующий болезнетворный агент перипневмонии крупного рогатого скота. Как продолжателю дела Л. Пастера Э. Ру была присуждена высокая премия Озириса (100 тыс. франков), которую он полностью пожертвовал И.И. Мечникову для проведения работ по экспериментальному сифилису. С 1904 по 1933 гг. возглавлял Институт Пастера.

Рудиментарные органы, рудименты, остаточные органы (лат. rudimentum – первооснова) – органы, утратившие в процессе эволюции свое основное значение (например, глаза у крота; хвостовые позвонки, волосяной покров туловища у человека).

С

Сайленсинг (англ. silence – молчание) – транскрипционное молчание, связанное с репрессией генов.

Сайт (англ. site – местонахождение) – локализация на рекомбинационной карте гена пары нуклеотидов или одного нуклеотида при одной нити ДНК или РНК, которые подвергаются мутации. В зарубежной литературе сайтом нередко называют локус, т.е. место расположения гена.

Сайт встраивания (клонирования) – специфический участок векторной молекулы, в который встраивают фрагмент чужеродной ДНК. Очень часто это уникальный сайт рестрикции.

Сайт рестрикции (участок разрезания) – нуклеотидная последовательность в молекуле ДНК, узнаваемая рестриктазой.

Самоорганизация – целенаправленный процесс, в ходе которого создается, воспроизводится или совершенствуется организация сложной нелинейной динамической системы, какой являются клетки, организмы, популяции, биогеоценозы, человеческие коллективы. Характерный признак самоорганизации: она свойственна лишь нелинейным динамическим системам, которые должны обмениваться энергией, веществом и информацией с окружающей средой; эти системы сохраняют неравновесное состояние, когда приток энергии извне не только компенсирует рост энтропии (*неупорядоченность*), но и снижает ее.

Сантимбрган (сМ) – единица расстояния между генами на хромосоме. Один сМ соответствует расстоянию между двумя генами, рекомбинация (*кроссинговер*) между которыми происходит с частотой 1 %. Для хромосом человека 1 сМ равен примерно 10^6 пар нуклеотидов. Эта единица была введена Т. Морганом, когда он проводил эксперименты по изучению генетического сцепления у мушки дрозофилы.

Сателлитная ДНК – семейство высокоповторяющихся последовательностей (*от 5–10 до 170–340 пар нуклеотидов*). Они в основном локализованы в гетерохроматиновых районах хромосом и занимают до 10 % генома.

Сверхдоминирование (моногенный гетерозис) – эффект балансирующего отбора, когда гетерозигота оказывается приспособленнее, чем гомозигота ($AA < Aa > aa$); преобладание признака в гетерозиготном фенотипе по отношению к гомозиготному.

Свободная энергия – величина, которую можно определить как ту часть внутренней энергии химической системы, за счет которой может совершаться работа. Чтобы выяснить, будет ли данный процесс идти самопроизвольно, находят изменения свободной энергии (*общепринятое ее обозначение – ΔG , читается как «дельта джи»*) между конечным и начальным состояниями рассматриваемой системы ($\Delta G = G_{\text{конечная}} - G_{\text{начальная}}$). Если ΔG – отрицательная величина, система будет совершать работу самопроизвольно (*подобно грузу, поднятому на высоту*); ΔG измеряется в джоулях (или килоджоулях) на моль вещества (Дж/ моль или кДж /моль).

Сво́йство – особенность, признак, присущие объекту, позволяющие включить его в тот или иной класс предметов. Различают существенные (*субстанциальные*) свойства предмета и несущественные (*случайные*) – акциденции (*лат. accidentia* – случай).

Связь (*философ.*) – взаимообусловленность существенных явлений, разделенных в пространстве и во времени. Связь классифицируют по объектам познания, форме детерминизма (*однозначные, вероятностные, корреляционные*), их силе (*жесткие, корпускулярные*), характеру результата, который дает связь (*связь порождения, преобразования*), направлению действия (*прямые и обратные*), типу процессов, которые определяет данная связь (*связь функционирования, связь развития, связь управления*), по содержанию, которое является предметом связи (*связь, обеспечивающая перенос вещества, энергии или информации*).

Связь функциональная – системообразующая специфическая форма взаимообусловленности, посредством которой, например, связаны органы живого организма и все компоненты экологических систем. Таковы же общественные, производственные, экономические связи.

Сдвиг рамки считывания – мутация, вызванная делецией или вставкой участков молекулы ДНК (*чаще 1–2 нуклеотидов*), размеры которых не кратны тройке нуклеотидов (*триплету*). Такая мутация приводит к тому, что аминокислотная последовательность пептида, синтезированного после сдвига рамки считывания, оказывается ошибочной, а образовавшийся белок утрачивает функциональную особенность.

Сегрегация в семьях – накапливающаяся в семье пробанда наследственная патология, что обусловлено наличием у него и членов его семьи общих генов.

Се́верцов Алексей Николаевич (1866–1936) – основоположник школы российских морфологов-эволюционистов, академик АН СССР. Все его научные исследования посвящены обоснованию разработанной им морфобиологической теории хода эволюционного процесса. Так, в первых работах А.Н. Северцовым было доказано, что у высокоразвитых форм обычно сохраняется много признаков примитивной организации предков. На большом фактическом материале по эволюции низших животных он развил учение Дарвина о соотношении между прогрессом и регрессом в эволюции. В частности, исследователь установил, что биологический процесс, ведущий к процветанию вида, может происходить не только в направлении

усложнения организации и повышения жизнедеятельности (*ароморфозов*), но также в направлении приспособительных изменений частного характера (*идиоадаптации*), а в некоторых случаях, прерываясь, приводит к регрессии.

Сегрегация ооплазматическая (лат. *segregatio* – отделение) – локальные различия в свойствах цитоплазмы яйцеклетки, возникающие в процессе ее роста и созревания. Сегрегация – основа для начальной дифференцировки зародыша: в процессе дробления яйца участки цитоплазмы, различающиеся по своим свойствам, попадают в разные бластомеры; их взаимодействие с одинаковыми по своим потенциям ядрами приводит к дифференциальной активности генов.

Секвенирование (расшифровка, прочтение) ДНК – определение порядка расположения нуклеотидов в молекуле ДНК.

Секретор – индивид, имеющий в слюне и других биологических жидкостях растворимые формы антигенов А и (или) В, что обусловлено доминантным аутосомным геном, несцепленным с локусом АВ0.

Секреция (лат. *secretio* – отделение) – образование и выведение (или *отторжение*) веществ из клетки во внешнюю среду. Часто термин относят только к деятельности железистых органов. Секретируемые вещества (*секреты*) разнообразны по химической природе и функциям и могут быть представлены ионами, ферментами, гормонами, гликопротеинами и т.д.

Селье Ганс (1907–1982) – канадский патолог, автор более 1500 публикаций, выдвинувший и разработавший универсальную теорию развития патологических процессов. Показал, что любой экстремальный фактор, действующий на организм (холод, травма, кровопотеря, радиация, токсическое или другое болезнетворное вещество), помимо специфических эффектов, обусловленных его качественной природой, вызывает неспецифический, однотипно развивающийся адаптационный синдром (*стресс*). Чаще всего он проявляется инволюцией (*атрофией*) лимфоидной системы и тимуса, образованием изъязвлений на слизистой оболочке органов желудочно-кишечного тракта, что связано с активацией деятельности передней доли гипофиза и коры надпочечников, выделяющих большое количество гормонов адаптации для поддержания гомеостаза. Стресс протекает в три стадии: стадия тревоги сменяется развитием адаптации – стадией резистентности, но может закончиться стадией истощения.

Семантика (греч. *semanticos* – обозначающий) – смысловое значение слова, играющее большую роль при словообразовании; раздел языкознания, изучающий значение единиц языка, прежде всего слова.

Семейство эмбриональных генов – семейство, представленное кластерами в определенном локусе 7, 17, 12, 2 хромосом. К этому семейству относятся гомеобоксные гены, продукты которых определяют транскрипционные факторы осевой дифференцировки эмбриона; спаренные гены, мутации в которых приводят к аномалиям развития позвоночника, глаз, к глухоте, аниридии, белой пряди над лбом и т.д.; гены цинковых пальцев (*zinc finger*), кодирующие транскрипционные факторы, которые играют важную роль в развитии эмбриона. Мутации в этих генах приводят к аномалиям черепа, нарушению развития почек и половой дифференцировки.

Серебровский Александр Сергеевич (1892–1948) – один из основоположников генетики популяций, академик ВАСХ-НИЛ. Серебровский первым высказал (1926) и экспериментально обосновал идею дробимости гена и представил теорию его строения из линейно расположенных центров, заложил основы геногеографии и предложил генетический метод борьбы с насекомыми-вредителями, основанный на внедрении в их популяции самцов, дающих нежизнеспособное или стерильное потомство. Его учение о генофонде и геногеографии заложило оригинальное эволюционно-географическое направление в генетике и селекции. А. Серебровский открыл существование в малых изолированных популяциях стохастических (*вероятностных*) процессов и показал их ключевую роль в селективно-нейтральной эволюции. Впоследствии это явление получило название *генетико-автоматических процессов (дрейф генов)*.

Сеченов Иван Михайлович (1829–1905) – основоположник российской физиологической школы. С именем Сеченова связана разработка многих вопросов в различных областях физиологии. Ему принадлежат работы по физиологии кровообращения и дыхания, растворению газов в крови, газообмену и обмену энергии, но особенно важными оказались исследования, проведенные им в 1862 г. в лаборатории К. Бернара. В опытах на лягушках ученый открыл особые центры головного мозга, подавляющие двигательные рефлексы – ответные реакции на внешние раздражения. Это открытие нового в то время явления получило название *«сеченовского торможения»*.

ния», а вся нервная деятельность человека и животных стала рассматриваться как результат взаимодействия двух процессов – возбуждения и торможения. В 1863 г. Сеченов издал книгу «Рефлексы головного мозга», которая обессмертила его имя в мировой науке. В ней ученый впервые показал, что сложная психическая жизнь человека, его поведение зависят от внешних условий, а в основе формирования всех функций мозга человека и животных, в том числе и психической деятельности, лежит рефлекторный механизм. И. Сеченов установил, что животное, лишенное обоняния, слуха и зрения, беспробудно спит, поскольку в его мозг не поступает никаких сигналов из окружающей среды. Его труд «Рефлексы головного мозга» указал новые пути для изучения высшей нервной деятельности и способствовал развитию отечественной медицины.

Сибсы – братья и сестры.

Сигнальные молекулы (лиганды, или агонисты) – гормоны, цитокины, нейромедиаторы, обеспечивающие регуляторные связи между клетками при наличии в них рецепторов, способных воспринимать эти сигналы. По химической структуре сигнальные молекулы чаще всего являются белками, пептидами, стероидами, эйкозаноидами, катехоламинами.

Сильвиус Якобус (1478–1555) – французский анатом и доктор медицины, внесший огромный вклад в описание строения печени, аппендикса, брюшины и мозга благодаря широкому использованию контрастных окрашенных масс, которыми он наполнял сосуды при вскрытии трупов животных и людей, что оттеняло особенности их морфологии, позволило расширить и уточнить анатомические знания. Его именем названы борозда полушарий большого мозга, отделяющая височную долю от лобной и теменной, и канал (водопровод), соединяющий III и IV желудочки мозга.

Симбиогенез – гипотеза о происхождении эукариот путем симбиоза, выдвинутая А.С. Фаминцыным в конце 60-х гг. XIX в. Поддерживающие его ученые считают, что ряд внутриклеточных органелл эукариот (*митохондрии, пластиды, центриоли*) возникли не путем дифференцировки, как принято считать, а являются трансформированными структурами биохимической деградации когда-то паразитировавших в них прокариот.

Симптом (греч. *symptoma* – признак) – признак болезни, представляющий собой отклонение от нормального течения какого-либо физиологического процесса.

Симбиоз (греч. *sym* – вместе, *bios* – жизнь) – длительное сожительство организмов разных видов, обычно приносящее взаимную пользу. Различают четыре формы взаимопользительного сожительства: кооперацию, мутуализм, комменсализм, синойкию.

Симпорт (греч. *sym* – вместе, *port* – отверстие) – совместный параллельный перенос молекул через биологические мембраны с участием специальных транспортных белков. Существуют, например, белки, ответственные за перенос строго эквивалентных количеств ионов натрия и глюкозы. В результате глюкоза попадает внутрь клетки против концентрационного градиента за счет диффузии ионов натрия по градиенту. Поскольку градиент Na^+ возникает за счет работы Na^+ -насоса, использующего энергию АТФ, то косвенно она является движущей силой транспорта глюкозы. Подобный механизм функционирует при всасывании аминокислот и глюкозы в кишечнике, при этом участвуют разные транспортные белки.

Синапсис (греч. *synapsis* – соединение) – конъюгация двух пар сестринских хроматид гомологичных хромосом, происходящая во время мейоза, в результате чего образуется структура, которая называется *бивалентом*.

Синдром (греч. *syndrome* – стечение, скопление) – совокупность ряда симптомов, характерная для конкретной болезни как нозологической единицы с определенным патогенезом. В этом уточнении термин «*синдром*» употребляют как синоним болезни. Однако в термин «синдром» может вкладываться и другой смысл, например синдром приобретенного иммунного дефицита с перечнем многочисленных симптомов проявления этой ВИЧ-инфекции. Современной медицине известно около 1,5 тыс. синдромов, многие из них названы по имени ученых, впервые описавших их.

Синдром Дауна (трисомия 21) – наследственная болезнь, возникающая вследствие нарушения расхождения хромосом во время делений яйцеклетки. В основе болезни Дауна лежит трисомия по наименее «генетически ценной» 21-й хромосоме. Встречается она у одного из 500–800 новорожденных. Для нее характерны: голова башенной формы, раскосые глазные щели, широкая и уплощенная переносица, деформированные ушные раковины, полуоткрытый рот, увеличенный язык, клинодактилия и брахимезофалангия мизинцев, мышечная гипотония в сочетании с разболтанностью суставов, умственная отсталость. Около половины больных имеют пороки сердца и крупных сосудов. Частота трисомии 21 возрастает у рожениц после

достижения ими 30 лет. Среди факторов риска имеют значение частые выкидыши, тяжелые заболевания, рентгеновское облучение, прием различных лекарственных и противозачаточных препаратов за год до зачатия. Синдром описал в 1866 г. английский врач Дж. Лангдан Даун, но его генетическая природа была расшифрована в 1959 г., когда в кариотипе больных была обнаружена лишняя хромосома 21.

Синдром Клайнфельтера – генетическая болезнь, обусловленная присутствием в кариотипе мужчин добавочной X-хромосомы (XXY). Варианты с большим числом X-хромосом встречаются редко. Частота синдрома 1 : 500– 1 : 750 у новорожденных мальчиков. У больных отмечаются высокий рост, женский тип телосложения, гинекомастия, слабое оволосение лица, подмышечных впадин и лобка. Больные бесплодны.

Синдром тестикулярной феминизации (синдром нечувствительности к андрогенам) – тип мужского гермафродитизма, выявляющийся у женщин с мужским кариотипом (46, XY), но женским фенотипом. Синдром вызывается мутациями в X-сцепленном гене, который кодирует синтез внутриклеточного рецептора андрогенов (*мужских половых гормонов*). У таких больных, несмотря на женский тип наружных половых органов, имеются рудиментарные семенники в брюшной полости или в паховом канале, но матка отсутствует. Патология наследуется по X-сцепленному рецессивному типу.

Синдром Шерешевского – Тернера – генетическая болезнь, обусловленная моносомией по X-хромосоме (45, X0). Частота синдрома 1 : 1430 у новорожденных девочек. Фенотипически – это лица женского пола с задержкой роста и полового развития. У них имеются нормальные наружные и недоразвитые внутренние половые органы. Характерный признак – короткая шея с низкой линией роста волос на затылке и крыловидными складками кожи на шее.

Синергэтика (*греч.* synergos – согласованное действие) – междисциплинарное направление научных исследований, ставящее задачу познания общих закономерностей и принципов, лежащих в основе процессов самоорганизации в системах различной природы. Термин ввел Г. Хакен.

Синтез (*греч.* synthesis – соединение) – объединение признаков, полученных в ходе их анализа и сравнения в целостную систему.

Синцитий (*греч.* syn – вместе, kytos – клетка) – такое строение ткани животных, при котором клеточные границы не

полностью разделяют клетки, между ними имеются цитоплазматические перепоны. У растений такая ткань называется *симпластом*.

Система (греч. *systema* – целое, составленное из частей) – тесная взаимосвязь элементов (рис. 24). При этом объект-система должна удовлетворять следующим требованиям: состоять из подсистем (*частей*) в такой взаимосвязи, чтобы составлять единое целое, а сложившаяся система являться подсистемой большей системы. Различают материальные и абстрактные (*идеальные*) системы.

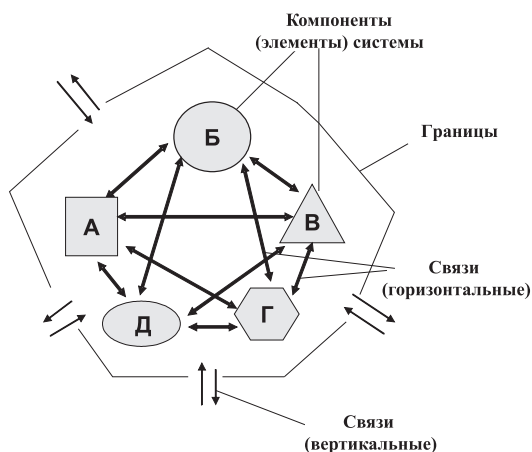


Рис. 24. Схема живой системы (клетки, организма, сообщества):
А, Б, В, Г, Д – элементы системы (органеллы, органы, организмы)

Особый вид системы ввел в физиологию П.К. Анохин, назвав ее *функциональной системой*. Под функциональной системой он понимал динамическое объединение нервных центров и периферических органов ради достижения полезного для организма приспособительного результата, который выступает как системообразующий фактор. Системообразующими в организации различных функциональных систем являются, прежде всего, показатели гомеостаза или результаты поведенческой деятельности по удовлетворению биологических и социальных потребностей.

Систематика (греч. *systematikos* – упорядоченный, относящийся к системе) – наука (*раздел биологии*), занимающаяся описанием, обозначением (*наименованием*) и классификацией

всех существующих и вымерших организмов, установлению родственных связей между ними.

Систематика использует методы, заимствованные у одной или нескольких биологических дисциплин. Таковыми являются: морфологические, анатомические, биохимические, цитологические, генетические методы; наблюдения и эксперименты. Исследования в области систематики часто (*но не всегда*) приводят к созданию классификаций.

Системный подход – направление методологии социально-научного познания, в основе которого лежит исследование объектов как систем.

Скрéщивание, *син.* гибридизация – естественное или искусственное соединение двух генотипически различных гамет при оплодотворении.

Скрíнинг (*англ.* scring – отбор, сортировка, просеивание) – массовое обследование населения для выявления лиц с определенной болезнью.

Скря́бин Константин Иванович (1878–1972) – основоположник гельминтологии, академик АН СССР. Организатор многочисленных гельминтологических экспедиций по изучению зараженности гельминтами населения, домашних и диких животных, что позволило выявить очаги наиболее опасных гельминтозов и обусловило проведение планомерных мероприятий по борьбе с ними. По материалам этих экспедиций было описано свыше 500 новых видов гельминтов. Опубликовал около 700 работ, посвященных различным проблемам ветеринарной, медицинской и сельскохозяйственной гельминтологии. Предложил принципы дегельминтизации и разработал основные аспекты теории девастации – полного уничтожения гельминта как зоологического вида.

Смысл – то же, что значение.

Снелл Джордж Дейвис (1903) – американский генетик; изучая генетические аспекты трансплантации у мышей, установил, что в реакции отторжения чужеродных органов и тканей участвует антиген H-2 (*тканевый белок*), детерминируемый локусом H-2 (*англ.* Histocompatibility – тканевая совместимость). В 50-х гг. XX в. Дж. Снелл уточнил, что H-2 и несколько рядом расположенных с ним генов являются главным (*Major*) комплексом (*Complex*) гистосовместимости (*Histocompatibility*), или МНС. В 1980 г. Дж. Снелл разделил с Б. Бенасеррафом и Ж. Доссе Нобелевскую премию «за открытия, касающиеся генетически детерминированных структур на клеточной поверхности, регулирующих иммунологические реакции».

Содержание – важнейший элемент в структуре понятия. Это его качественный параметр. Содержание понятия есть совокупность существенных признаков, как отличительных, так и общих.

Сознание – субъективное идеальное отражение окружающего мира и одно из основных понятий философии, психологии и социологии, обозначающее высший уровень психической активности человека как социального существа.

В психологии важнейшей функцией сознания является мысленное построение действий и предвидение их последствий, контроль и управление поведением личности, ее способность отдавать себе отчет в том, что происходит как в окружающем, так и в своем собственном духовном мире.

Психическая деятельность животных обусловлена биологическими закономерностями и служит регулятором их адаптивного поведения, тогда как сознание человека направлено на преобразование мира.

Сóма (греч. soma – тело) – совокупность клеток многоклеточного организма, исключая половые.

Сомиты (греч. soma – тело) – первичные сегменты тела, парные метамерные (*повторяющиеся*) образования, на которые в процессе зародышевого развития разделяется вся мезодерма (*у кольчатых червей, членистоногих и других беспозвоночных*) или дорсальная (*спинная*) часть ее, примыкающая к нервной трубке и хорде (*у хордовых*). Как правило, сомиты образуются последовательно от переднего конца тела к заднему. Каждый сомит в ходе его дальнейшего развития у всех хордовых разделяется на дерматом, миотом, склеротом и нефрогонотом.

Сообщество – совокупность популяций растений, животных, бактерий и грибов, живущих в определенной области с характерной физической средой, взаимодействующих друг с другом и образующих обособленную систему. Каждое сообщество имеет собственные характерные для него виды, собственную физическую структуру, создаваемую, главным образом, растениями (*особенно в наземных сообществах*), и свою собственную функцию.

Состояние – характеристика системы, определяемая собственными ей параметрами (*величинами*).

Социогенез – процесс исторического становления социума.

Спэйсеры – некодирующие нуклеотидные последовательности (*районы*) между генами или межгенные промежутки. В них расположены три семейства повторяющихся последовательностей: длинные повторы, короткие повторы (*Али-элементы*)

и сателлитная ДНК. Имея одинаковое название, одни спейсеры участвуют в правильной укладке нуклеосомной цепи в высшие структуры хроматина, другие – служат специфическими локусами связывания определенных ферментов и белков.

Спéктр (лат. spectrum – представление, образ) – совокупность всех значений какой-либо величины, характеризующей систему или процесс.

Сперматогенéз (греч. sperma – семя, genesis – развитие) – развитие мужской половой клетки от диплоидной первичной половой клетки (ППК) до гаплоидной дифференцированной половой клетки – сперматозоида. В отличие от оогенеза сперматогенез начинается только после полового созревания. Выделяют четыре периода сперматогенеза: размножение, рост, созревание, или мейоз, и формирование (рис. 25). Период раз-

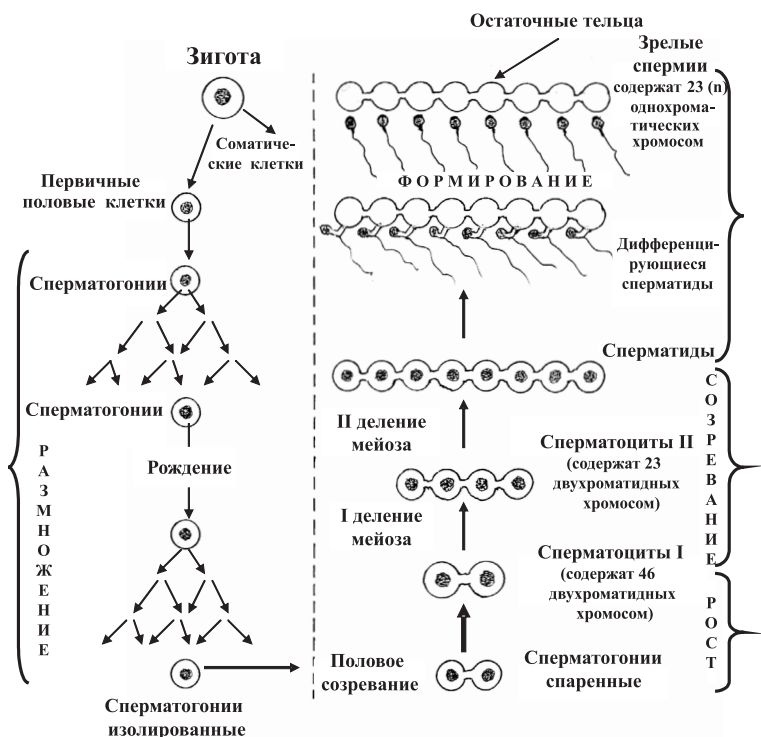


Рис. 25. Схема размножения, роста, созревания и формирования мужских половых клеток

множения сперматогенеза начинается с 5-й недели развития плода, совпадая с миграцией диплоидных ППК из энтодермы желточного мешка в развивающиеся яички. Проникая в тяжи эпителиоподобных клеток их стромы, они смешиваются с ними так, что, когда эти тяжи превращаются в семенные канальцы яичек, ППК оказываются включенными в их стенки. Здесь ППК, превращаясь в сперматогонии, многократно делятся путем митоза. Некоторые из них со временем перестают делиться, растут и превращаются (*дифференцируются*) в сперматоциты 1-го порядка. С наступлением половой зрелости начинается период созревания сперматозоидов путем мейотических делений сперматоцитов 1-го порядка. В профазе 1-го мейотического деления происходит кроссинговер между гомологичными хромосомами мужских половых клеток. В результате 1-го мейотического деления образуется два сперматоцита 2-го порядка с гаплоидным числом (n) удвоенных хромосом. Сперматоциты 2-го порядка претерпевают 2-е деление мейоза, образуя четыре сперматиды с гаплоидным числом одинарных хромосом. Затем сперматиды превращаются в спермии, которые попадают в придаток семенника, где происходит их созревание. Общая продолжительность сперматогенеза от момента образования сперматогонии до высвобождения сперматозоидов в просвет семенных канальцев составляет у человека около 75 дней. За одни сутки у мужчин образуется 10^7 сперматозоидов на 1 г массы яичка, при этом примерно 1 % из них является диплоидным. Сперматогенез у мужчин продолжается до глубокой старости, в течение жизни может производиться около 1 трил сперматозоидов.

Спирты (алкого́ли) – органические соединения, содержащие гидроксильную группу OH^- у насыщенного атома углерода. По числу OH^- -групп различают спирты одноатомные (*алкоголи*), двухатомные (*гликоли*), трехатомные (глицерины) и многоатомные.

Сплáйсинг (см. Процессинг) – вырезание интронов из первичного транскрипта (*пре-мРНК*) и ковалентное соединение экзонів с образованием зрелых молекул мРНК (рис. 26).

Сплáйсосо́ба – комплекс ядерных макромолекул, участвующих в удалении интронов из молекулы пре-мРНК.

Спонтанные мутации – мутации, возникающие в обычных условиях при случайных обстоятельствах, в отличие от индуцированных, проявляющихся при воздействии известными мутагенами.

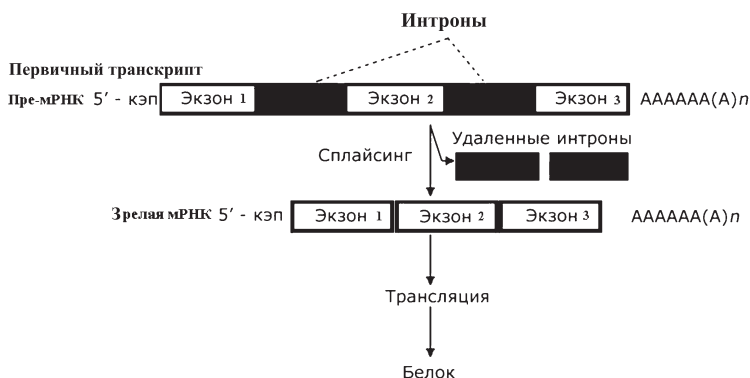


Рис. 26. Схема процесса сплайсинга

Сравнение – мысленное сопоставление различных предметов по выделенным признакам и установление сходства и различия между ними.

Среда обитания – абиотические и биотические факторы окружающей среды, которые необходимы для жизни и воспроизводства всех живых существ на Земле.

Стабилизирующий отбор – тип естественного отбора, происходящий в относительно постоянных условиях среды, при котором в популяции поддерживается размножение особей со средними значениями признака, а все другие удаляются.

Стартовая точка (инициирующий сайт) – участок ДНК, соответствующий первому основанию, включающемуся в РНК при транскрипции.

Стационарное состояние живых организмов – кажущееся постоянство химического состава живых организмов, при котором скорость переноса вещества и энергии из среды в систему точно уравнивается скоростью их переноса из системы в среду.

Стволовые клетки (*англ.* stem cells) – семейства самоподдерживающихся митотически активных клеток, в результате деления которых происходит замещение специализированных погибших клеток в многоклеточном организме. Стволовые клетки специфичны для каждого тканевого типа, но в его пределах могут развиваться в разных направлениях (например, в кроветворной ткани из них дифференцируются лейкоциты, эритроциты или мегакариоциты). Стволовые клетки самоподдерживаются: после деления одна клетка остается в стволовой линии, а другая дифференцируется в специализированную

клетку. Семейства различных стволовых клеток формируются из эмбриональной стволовой клетки – «клетки-праматери», в которой еще не «включен» механизм, определяющий ее специализацию.

Стэнли Уэнделл Мередит (1904–1971) – американский вирусолог и биохимик, впервые получивший в кристаллическом виде вирус табачной мозаики (1935) и вирус полиомиелита (1955). В 1946 г. удостоен Нобелевской премии по химии «за разработанные им методы получения в чистом виде ферментов, белков и вирусов».

Стенобионты (греч. *stenos* – узкий, *bion* – живущий) – животные и растения, способные существовать лишь при относительно постоянных условиях среды (например, к стенобионтам относятся внутренние паразиты).

Стерильность (лат. *sterilis* – бесплодный), *син.* бесплодие – в медицине – неспособность организма образовывать гаметы; в микробиологии – отсутствие в среде, материале, объекте микроорганизмов.

Стоп-кодон – сигнальный нуклеотидный триплет окончания трансляции.

Стохастический процесс (греч. *stochastikos* – догадка) – вероятностный процесс, характер изменения которого во времени точно предсказать невозможно.

Структура (лат. *structura* – строение, расположение, порядок) – совокупность устойчивых связей между элементами объекта (*системы*), обеспечивающих его целостность и тождественность, т.е. сохранение основных свойств при различных внешних и внутренних изменениях.

Структурный ген – ген, определяющий структуру детерминируемого им вещества (*белка, РНК*).

Структурогенез – процесс исторического формообразования.

Субстрат (лат. *substratum* – подстилка, основа) – 1) химическое вещество, подвергающееся превращению под действием фермента; 2) основа, к которой прикреплены животные или растительные организмы.

Субстратное фосфорилирование – см. Фосфорилирование субстратное.

Субординация – система подчинения низших высшим, младших старшим, основанная на определенных правилах.

Суждение – важнейшая форма человеческой мысли. Позволяет высказаться о наличии или отсутствии каких-либо признаков у предметов. (*Бледная поганка не является съедобной.*) Суждение может быть истинным либо ложным.

Суицид – самоубийство.

Сукцессия (лат. *successio* – преемственность, последовательность, смена) – процесс развития экосистемы, сопровождающийся сменой содержащихся в ней видов. Сукцессии происходят как под влиянием эндоэкогенетических, так и под воздействием внешних факторов, включая деятельность человека (*экзогенные сукцессии*). При отсутствии нарушений сукцессия завершается климаксом – возникновением сообщества, находящегося в относительном равновесии со средой.

В основе сукцессии лежит неполнота биологического круговорота в данном биогеоценозе. Каждый живой организм в результате жизнедеятельности меняет вокруг себя среду, изымая из нее часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма. При более или менее длительном существовании популяций они меняют свое окружение в неблагоприятную сторону и в результате вытесняются популяциями других видов, для которых вызванные преобразования среды оказываются экологически выгодными.

Супрессия (лат. *suppressio* – подавление) – частичное или полное восстановление признака, измененного в результате первичной мутации.

Сцепленность – свойство генов одной хромосомы наследоваться совместно; измеряется в процентах рекомбинации между локусами.

Сциентизм (лат. *scientia* – наука), *син.* технократизм – абсолютизация роли науки в системе культуры и духовной жизни общества. Вера в полную познаваемость мира и на этой основе – в возможность решения любых проблем, стоящих перед человечеством. В США этот взгляд на мир называют корнукопианством (лат. *cornucopia* – рог изобилия).

Т

Таг-полимерáза – фермент, который строит ДНК из дезоксирибонуклеотидтрифосфатов. Его получают из бактерии *Thermus aguticus*, обитающей в гейзерах. Так как таг-полимераза может сохранять свою активность более получаса при температуре 95 °С, то она широко используется в полимеразной цепной реакции для синтеза (*клонирования*) фрагментов ДНК.

Таксисы (греч. *taxis* – расположение) – двигательные реакции у свободноживущих одноклеточных форм и отдельных клеток многоклеточных организмов в ответ на односторонне

действующий внешний стимул. Известны положительные таксисы (*движение в сторону раздражителя*) и отрицательные (*движение в противоположную*). Различают фото-, термо-, хемо- и другие типы таксисов.

Таксон (*лат. taxare* – оценивать) – любая систематическая группа – вид, род, семейство, отряд, класс и т.д.

Таксономия (*греч. taxis* – расположение, порядок, *nomos* – закон) – теоретическое изучение классификации, рассматривающее ее основы, принципы, процедуры и правила. В своих выводах и концепциях опирается на систематику.

Теломера – естественный конец хромосомы клеток, состоящий из повторяющихся множество раз одинаковых коротких олигонуклеотидов. У человека повтор из шести нуклеотидных остатков (*TTAGGG*) повторяется сотни и тысячи раз. При редупликации ДНК отстающая цепь теломеры синтезируется не полностью и укорачивается при каждом делении на 150–200 концевых нуклеотидных остатков, что после полной ее утраты приводит к гибели клетки (*обычно после 50–60 делений*).

Теломераза – фермент, катализирующий достройку (*синтез*) теломеры. Ее нередко называют «*ферментом бессмертия*». Выделив ген теломеразы в 1985 г. из дрожжей, раковых клеток, спермы, яйцеклеток, эмбриональных клеток и проинтегрировав его в геном фруктовой мухи, ученые установили, что она стала жить в 2 раза дольше. В другом эксперименте данный ген ввели в клетки роговицы человеческого глаза. Продолжительность жизни этих клеток в лаборатории увеличилась на 20 поколений! Возможно, что уже через 10–20 лет на основе теломеразы смогут создать препарат для продления жизни человека.

Телофаза – заключительная фаза митоза и мейоза, во время которой формируются два новых ядра.

Тельце Барра, *син.* половой хроматин – инактивированная X-хромосома в виде плотной глыбки хроматина, обнаруживаемая на периферии ядер соматических клеток у некоторых млекопитающих женского пола, при синдроме Клайнфельтера – у мужчин.

Тэмин Хоуард Мартин (1934) – американский вирусолог и генетик, показавший в ряде своих ранних работ, что некоторые вирусы изменяют генетическую информацию, закодированную в клетках, которые они атакуют. Весной 1970 г. на X конгрессе Международного союза борьбы с раком он доложил об открытии в составе ретровирусов особого фермента РНК-зависимой ДНК-полимеразы (*обратной транскриптазы*), с

помощью которой на вирионной РНК синтезируются ДНК-транскрипты (гены). Одновременно с ним обратную транскриптазу открыл Д. Балтимор. Результаты их исследований были опубликованы в том же году в журнале «Nature», а в 1975 г. оба исследователя были отмечены Нобелевской премией «за открытие обратной транскриптазы».

Темновые реакции – независимые от света ферментативные реакции в фотосинтезирующих клетках, связанные с образованием глюкозы из CO_2 с участием АТФ и НАДФ·Н.

Теорема о «неполноте» австрийского логика Геделя – что-бы познать суть некоего объекта, нужно обладать мощностью, превосходящей мощность познаваемого объекта.

Теория (греч. *theoria* – рассмотрение, исследование) – система основных идей в той или иной отрасли знания; форма научного знания, дающая целостное представление о закономерностях и существенных связях действительности; хорошо обоснованная бесспорная гипотеза, подкрепленная экспериментально.

Тепловой шок – обратимая реакция клеток на повышенную температуру: активация некоторых генов и инактивация ранее активных локусов.

В реакции участвуют белки теплового шока (*hsp 60*, *hsp 70*, *hsp 90*). Их синтез возрастает при повышении температуры и других формах стресса. При этом белки теплового шока выполняют функцию защиты белков клетки от денатурации. Эта реакция универсальна для различных организмов, включая бактерии и человека.

Тератогенез (греч. *teratos* – чудовище, урод, *genesis* – происхождение) – возникновение аномалий и уродств у плодов животных и человека под влиянием неблагоприятных факторов в результате их непосредственного или мутагенного действия на генетический аппарат эмбриона.

Термин (лат. *terminus* – предел, граница) – слово или словосочетание, точно обозначающее определенное понятие, употребляемое в науке, технике, искусстве. Термин может быть простым, состоящим из одного слова (*клетка*, *ядро*), и сложным, включающим два-три слова (*плазматическая мембрана*, *центральная нервная система*). В этих случаях термин может употребляться в аббревиатуре, например ДНК (*дезоксирибонуклеиновая кислота*). Между некоторыми терминами и обыкновенными словами иногда существует фонетическое и графическое сходство, но никак не смысловое. Для каждой обла-

сти науки на определенном этапе ее развития имеется определенное число понятий и соответствующее им число терминов.

Часть терминов в биологии и медицине заимствованы из других областей знаний, например термин «*абберрация*» (лат. aberration – отклонение), который в физике используется для описания искажения изображения в оптических приборах, а в биологии – при констатации хромосомных мутаций, при описании аномалий рефракции (*преломление лучей*) в глазном яблоке.

Терминальный (лат. terminalis – относящийся к концу) – заключительный, конечный, пограничный, концевой.

Тилакоиды (греч. thylakos – мешок, oides – подобный) – основная мембранная структура хлоропластов, содержащая хлорофилл, из которого образуются граны, по форме напоминающие стопки монет и являющиеся резервуаром протонов.

Тимин – пиримидин, входящий в состав ДНК, но не встречающийся в РНК.

Тимирязев Климент Аркадьевич (1843–1920) – выдающийся физиолог растений. Его основные научные работы были посвящены изучению процессов фотосинтеза растений. Применяв метод спектрального анализа, К. Тимирязев впервые доказал зависимость активности фотосинтеза от интенсивности света; установил, что важнейшую роль при этом играют красные и отчасти синие лучи светового спектра. Был блестящим преподавателем и популяризатором научных знаний. Автор ряда работ по истории биологических наук и естествознания. Изданная К. Тимирязевым книга «Ч. Дарвин и его учение» сыграла большую роль в пропаганде дарвинизма в России. Имя Тимирязева присвоено Институту физиологии растений АН России.

Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович (1900–1981) – один из основоположников популяционной и радиационной генетики, сформулировавший принцип конвариантной редупликации ДНК, допускающий ее воспроизводство с точечными мутационными повреждениями структуры. Обосновал понятие «микроэволюции» как совокупности эволюционных процессов, протекающих в популяциях, приводящих к изменениям их генофондов и образованию новых видов. Предложил новые понятия: «*пенетрантность*», подразумевающая частоту проявления аллеля определенного гена у разных особей родственной группы организмов, и «*экспрессивность*» – степень фенотипического проявления одного и того же аллеля определенного гена у разных особей. В секретном институте на Урале предложил ряд методов защиты от радиационных

поражений и способов биологической очистки почвы, воды и воздуха от радиационного загрязнения.

Тип – таксономическая категория, применяемая в систематике животных и гетеротрофных протистов; эквивалентна отделу в систематике растений.

Типология (греч. *typos* – отпечаток, форма, образец) – часть биологической науки, изучающая существенные признаки, связи, функции, уровни организации и пути образования видов, что позволяет составить их систематику.

Раздел типологии, занимающийся изучением структуры и функции организмов, называется *мерономией*, а раздел, выясняющий родственные отношения между ними и группирующий их во взаимосвязанные и взаимоподчиненные группы, – *таксономией*.

Токсины (греч. *toxikon* – яд) – яды микробного, растительного или животного происхождения, вызывающие у человека и животных отравление и гибель. Самый ядовитый токсин вырабатывает возбудитель ботулизма, смертельная доза которого равна 0,00003 мкг/кг. Он накапливается в разных продуктах питания, преимущественно в плохо простерилизованных консервах домашнего изготовления. Смерть от ботулинического токсина наступает из-за паралича дыхательной мускулатуры.

Толерантность (лат. *tolerantia* – терпение, неответственность) – нереагирование иммунной системы организма на собственные клеточные и тканевые органоспецифические аутоантигены. Аутолерантность клеток иммунной системы возникает уже в раннем эмбриональном периоде и объясняется тем, что незрелые аутоагрессивные лимфоциты на ранних этапах дифференциации, контактируя с антигенами, реагируют не активацией, как зрелые клетки, а запрограммированной гибелью.

Начало отрицательной выбраковки аутоспецифических клонов лимфоцитов происходит в тимусе, а полное ее завершение – в других лимфоидных органах и тканях при контакте с их антигенами.

Состояние толерантности часто связано с блокадой рецепторов аутоагрессивных клонов лимфоцитов. Толерантностью называют также *стратегию адаптации* некоторых (*гетеротермных*) животных к сезонным неблагоприятным условиям (*отсутствие корма, низкая температура среды*). Они впадают в зимнюю спячку, жертвуя гомеостазом и снижая до минимума все жизненные процессы ради выживания.

Тотипотéнтность (*лат. totus* – целый, весь, *potential* – сила) – способность некоторых соматических клеток давать начало целому организму.

Трансгенные организмы – животные, растения, микроорганизмы, вирусы, генетическая программа которых изменена с помощью методов генной инженерии.

Трансгенéз – встраивание чужеродных генов в геном клеток животных, растений и человека для получения новых разновидностей высокопродуктивных мясных и молочных пород животных, высокоурожайных сортов растений, устойчивых к вредителям и способных усваивать атмосферный азот, а также для коррекции дефектных генов человека, что может использоваться для лечения генетических заболеваний (*генотерапия*).

Трансдúкция (*лат. transductio* – перенос) – вид рекомбинации, при которой перенос генетического материала от одних клеток (*доноров*) к другим (*реципиентам*) осуществляют умеренные фаги или их мутанты.

Трансдукцию бактерий открыли лауреаты Нобелевской премии Д. Ледерберг и Н. Циндер. Совместно культивируя два не одинаковых по факторам роста ауксотрофа сальмонелл мышиного тифа в разных коленах U-образного сосуда, разделенного у основания мелкопористым фильтром, они отметили появление в одной культуре прототрофов. Далее выяснилось, что ауксотроф, на основе которого формировались прототрофы, был лизогенным и его умеренный фаг перенес к нему недостающие гены от другого, нелизогенного ауксотрофа.

Установлено, что за трансдукцию ответственны умеренные фаги, потерявшие способность лизогенизировать бактериальные клетки вследствие того, что часть их генома при неправильном отщеплении замещается фрагментом ДНК бактерии-донора. Такие мутанты фагов называют *дефектными фаговыми корпускулами* или *дефектными фагами*. Они всегда присутствуют в популяции фагов, освобождаемых клетками в среду после индукции или суперинфекции. С помощью трансдуцирующего фага могут передаваться многие признаки и свойства: способность сбраживать различные углеводы, синтезировать аминокислоты и витамины, резистентность к антибиотикам, вирулентность, токсигенность, жгутикообразование. При этом трансдуцирующие свойства фага не зависят от способности лизировать или лизогенизировать реципиентную клетку.

Транскрипция – перенос информации о нуклеотидной последовательности ДНК на уровень РНК. Этот процесс ответственный за синтез всех типов клеточных РНК как у про-, так и эукариот. Если геном представлен одноцепочечной ДНК, как у крошечных парвовирусов, то их ДНК перед транскрипцией преобразуется в ДНК-транскрипт (*в двухцепочечную форму*). Транскрибирована может быть любая из двух цепей геномной ДНК, однако матрицей при транскрипции отдельного гена обычно служит только какая-то одна из них (*у некоторых бактериофагов все иРНК транскрибируются с одной и той же цепи*). Нуклеотидными предшественниками для синтеза РНК являются четыре рибонуклеозид-5'-трифосфата: АТФ, ГТФ, УТФ и ЦТФ. Порядок присоединения нуклеотидов определяется комплементарным спариванием оснований с основаниями транскрибируемой цепи ДНК. Во время транскрипции двойная спираль ДНК локально раскручивается с помощью фермента РНК-полимеразы II, которая расплетает дуплекс ДНК в том месте, где происходит транскрипция. В ходе транскрипции фермент и локально расплетенный участок перемещаются вдоль ДНК, и происходит удлинение цепи РНК (рис. 27). У прокариот синтез всех видов РНК (*мРНК, рРНК,*

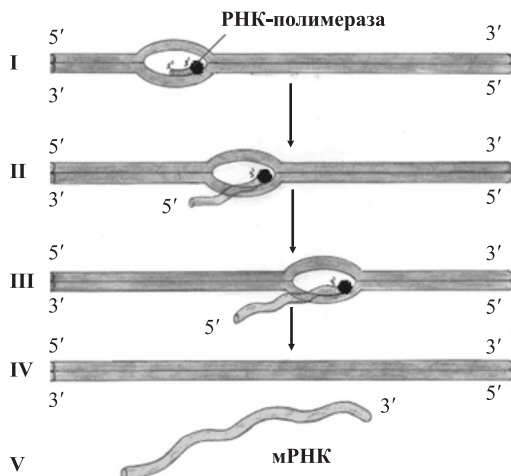


Рис. 27. Схема ДНК-транскрипции:

I – раскручивание кодирующей (5'–3') и матричной (3'–5') цепей ДНК; II и III – перемещение РНК-полимеразы вдоль матричной цепи ДНК и удлинение мРНК; IV – освобождение мРНК; V – мРНК

mРНК и др.) катализируется единственной ДНК-зависимой РНК-полимеразой. У эукариот имеется три типа РНК-полимераз. Транскрипция начинается (*инициируется*) с образования стабильного комплекса между РНК-полимеразой и специфической последовательностью нуклеотидов молекулы ДНК, которая называется *промотором*.

Транскрипция обратная – синтез ДНК на матрице РНК; осуществляется РНК-зависимой ДНК-полимеразой (*обратной транскриптазой*).

Транслокация (*лат. trans* – сквозь, через, за, *locatio* – размещение) – 1) перенос участка хромосомы в новое положение на той же или на другой хромосоме или перенос целой хромосомы на другую хромосому. При их слиянии образуется одна метацентрическая хромосома, что впервые описал У. Робертсон. Такой тип «робертсоновской» транслокации известен, в частности, при синдроме Дауна, когда дополнительная 21-я хромосома присоединяется к другим хромосомам (чаще к 13-й или 14-й). Этот механизм транслокации регистрируется у 4 % больных с синдромом Дауна; 2) перемещение молекулы мРНК во время трансляции на один кодон.

Трансляция – процесс синтеза белка на матричной РНК.

Трансмиссивные болезни (*лат. transmissio* – перенесение на других) – заразные кровяные болезни человека и животных, возбудители которых передаются комарами, москитами, клещами, слепнями, а многие из них не только кровососущими членистоногими, но также алиментарным, воздушно-пылевым (*при вдыхании инфицированного воздуха*) или контактным путем. Вызываются трансмиссивные болезни вирусами, бактериями, простейшими и даже гельминтами.

Трансовариальная передача (*лат. trans* – через, *ovarium* – яичник) – передача заразного начала самками кровососущих членистоногих – переносчиков возбудителей инфекционных болезней человека и животных – своему потомству через яйцеклетки.

Трансплантат – ткань, вырезанная из одного организма и пересаженная другому. Это может быть целый орган или часть ткани, такой, как кожа или костный мозг.

Трансплантация и трансплантаты (*лат. transplantatio* – пересаживание) – пересадка органов и тканей у человека и животных. Органы и ткани разных видов животных (*ксено-трансплантаты*) несовместимы и после пересадки человеку отторгаются в кратчайшие сроки. Гистосовместимыми оказы-

ваются лишь трансплантаты собственных тканей, например кожные лоскуты, пересаженные с одного участка тела человека на другой (*ауто трансплантаты*); органы и ткани одинаковых по генотипу однояйцевых близнецов, развивающихся из одной оплодотворенной яйцеклетки, или инбредных животных, полученных при скрещивании близкородственных особей (*сингенные трансплантаты*, или *изотрансплантаты*). В современной медицине чаще всего используются генетически не идентичные, но по основным локусам гистосовместимые аллотрансплантаты.

Транспозиция (лат. trans – сквозь, через, за, position – положение) – перемещение сегмента ДНК из одного положения в другое без реципрокного (*взаимного*) обмена.

Транспозон (мобильный генетический элемент эукариот) – транспозируемая последовательность ДНК, несущая один или несколько генов, ограниченная с обеих сторон идентичными инсерционными последовательностями, которые обеспечивают транспозону способность перемещаться из одного локуса в другой.

Транспорт сопряженный – катализируемый транспорт разных субстратов в одном или в противоположных направлениях (*симпорт – антипорт, параллельный – антипараллельный*).

Трансформация (лат. transformo – преобразую) – рекомбинационная изменчивость, при которой чужеродная ДНК как наследственная информация воспринимается и усваивается бактериями без участия конъюгационных плазмид и умеренных фагов. Трансформацию открыл Ф. Гриффитс (1928), показал способность экстрактов капсульного пневмококка индуцировать капсулообразование и вместе с ним вирулентность у размножающихся бескапсульных пневмококков.

Механизм трансформации раскрыли О. Эйвери, К. Мак-Леод и М. Мак-Карти, отметив, что такой же эффект вызывает очищенная ДНК капсульного пневмококка. Бактериями воспринимается только двухтяжевая ДНК. Процесс ее восприятия завершается в течение нескольких минут и даже секунд. При трансформации чаще всего передаются капсульные и поверхностно-соматические антигены, резистентность к лекарственным препаратам, способность синтезировать факторы роста и ферментировать углеводы.

Формирование и фенотипическое проявление трансформантов зависит: 1) от компетентности клеток, или их готовности воспринимать чужеродную ДНК; 2) физико-химических

свойств трансформирующей ДНК; 3) среды, в которой происходит трансформация.

Компетентность клеток связывают с особым состоянием структуры их клеточной стенки или с наличием на оболочке бактерий специфических рецепторов для восприятия ДНК. Некоторые авторы считают, что компетентность клеток определяется экстраклеточным фактором компетентности, имеющим структуру полипептида. Готовность клеток воспринимать ДНК в наибольшей степени выражена в конце логарифмической фазы роста бактерий на протяжении очень короткого периода.

Значительную роль в трансформации играют физико-химические свойства поглощаемой ДНК. В частности, трансформирующей активностью обладают только высокополимерные, не измененные в структуре с большой молекулярной массой молекулы ДНК (не менее $5 \cdot 10^5$ дальтон).

Появление трансформантов в наибольшей мере зависит от родства между нуклеотидным составом ДНК донора и реципиента. На процесс трансформации оказывают влияние и другие факторы. Так, выход трансформантов увеличивается при температуре 29–30 °С на слабощелочной питательной среде. Частота трансформации зависит также от присутствия в среде ионов магния, бария, кальция, неорганических фосфатов. Повышает частоту трансформации альбумин, гидролизат казеина.

Триггерные механизмы (англ. trigger – спусковой крючок), *син.* триггеры – пусковые механизмы, обеспечивающие переход какой-либо системы (*клетка, орган, организм*) из одного функционального состояния в другое. Общим свойством триггерных механизмов является наличие в них положительной обратной связи. В организме человека и животных все возбудимые клетки и системы имеют так называемые «*системы запуска*», «*пусковые системы*», работа которых основана на триггерных механизмах, обеспечивающих регуляцию внутриклеточных процессов, морфогенез и дифференцировку тканей.

Триплét – последовательность из трех нуклеотидов, являющаяся единицей информации в кодирующей цепи ДНК. Четыре вида нуклеотидов могут образовывать 64 (4³) вида триплета, из них 61 смысловых, кодирующих ту или иную аминокислоту, а 3 – терминирующих.

Трисомия – наличие добавочной хромосомы в кариотипе диплоидного организма; вид полисомии, при котором имеются три гомологичные хромосомы (*индивид с трисомией называется трисомиком*).

Тропизмы (*греч.* tropos – поворот, направление) – ростовые движения органов растения, вызванные односторонним действием какого-либо раздражителя. Положительные тропизмы отличаются четкой направленностью в сторону раздражителя, а отрицательные тропизмы – в противоположную от него.

В зависимости от природы раздражителя выделяют фототропизмы, хемотропизмы, термотропизмы, геотропизмы (*рост корня вниз*), гелиотропизм (*рост побега вверх к солнцу*).

Тургорное давление (*лат.* turgor – набухание) – внутриклеточное давление, возникающее за счет поступления в клетку воды.

У

Убиквитин (*англ.* ubiquitous – вездесущий) – найденный у эукариот маленький белок-метка, концевая карбоксильная группа которого в ходе АТФ-зависимой реакции связывается с α -аминогруппой боковой цепи остатков лизина белка-мишени и помечает ее для разрушения.

Умозаключение – самая сложная форма человеческой мысли, образованная из суждений. Благодаря умозаключению мы получаем знание о новых признаках на основании тех, которые уже известны. (*Все эукариоты имеют ядро. Трипаносома имеет ядро. Значит, трипаносома является эукариотным организмом.*)

Универсум – мир как целое.

Уникальная ДНК – последовательности, представленные в геноме одной копией (*парвовирусы, некоторые фаги*).

Унипорт – перенос любых растворенных веществ или ионов с одной стороны мембраны клетки на другую с участием специализированных транспортных белков.

Уотсон Джеймс Дьюи (1928) – американский ученый в области молекулярной биологии, совместно с Ф. Криком расшифровав в 1953 г. структуру ДНК, предложили ее модель в виде двойной спирали, что положило начало изучению механизмов передачи наследственной информации.

Управление – под управлением в биологии, как и в технике, понимают «*влияние информации на поток энергии*». Если эффект, вызываемый воздействием управляющего процесса на поток энергии, отклоняется от необходимого, и информация на этот эффект реагирует, то говорят об обратной связи. При отрицательной обратной связи отклонение регулируемой ве-

личины вызывает процессы, в результате которых оно уменьшается или ликвидируется. С помощью механизмов обратной связи уровни величин поддерживаются на постоянном уровне и как бы самостоятельно сопротивляются внешним возмущающим воздействиям (рис. 28). Управление и регуляция – два основных процесса, лежащих в основе обмена веществ, потока энергии и информации.

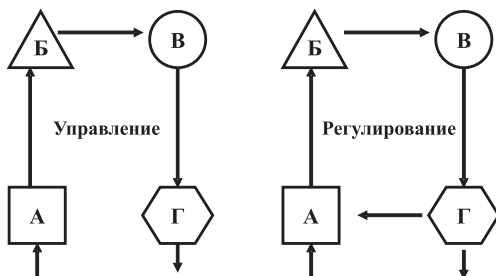


Рис. 28. Схема биологического управления и регулирования

Управляемые процессы – процессы, которые управляются извне и координируются открытыми взаимообусловленными причинно-следственными связями (например, рефлекторные дуги). Регуляция в отличие от управления основана не на разомкнутой «рабочей» цепи, а на внутренне замкнутой «рабочей» цепи или контуре регуляции. Управление в биологии осуществляется с помощью специализированных механизмов (*систем*), прежде всего генетической, гуморальной и нервной систем.

Управление и самоуправление – необходимые свойства всех биологических систем – от макромолекулы до глобальной экосистемы биосферы. При этом надсистемы косвенно управляют входящими в их состав системами, а подсистемы самоуправляются.

В биологии отмечают три формы управления: организменную, или централизованную, консорционную, или смешанную, и популяционную, или децентрализованную, в которой друг с другом взаимодействуют функционально равноправные, но генетически разнородные множественные структуры, входящие в подсистемы единой надсистемы.

Урацил – пиримидиновое основание; одно из четырех азотистых оснований, входящих в состав РНК, но отсутствующее в ДНК.

Урикоотелические организмы – организмы, выделяющие с мочой мочевину.

Уровневой организации концепция – каждая система, согласно этой концепции, является составной частью другой, более высокого уровня, и, в свою очередь, образована из подсистем более низкого уровня. У систем с более высоким уровнем организации появляются качественно новые свойства, отсутствующие на низших уровнях. Необходимо отметить, что при переходе от клетки к организму появляется принципиально новое свойство – способность активно добывать нужные ресурсы и тем самым принимать участие в конкуренции за них.

Уротелические организмы – организмы, выделяющие с мочой мочевую кислоту.

Условия среды обитания – совокупность биотических и абиотических экологических факторов.

Устойчивость – свойство системы возвращаться к исходному состоянию несмотря на противодействие; способность противостоять воздействиям экстремальных факторов.

Ухтомский Алексей Алексеевич (1875–1942) – российский физиолог, развивший учение Н.Е. Введенского об основных закономерностях процессов возбуждения и торможения в нервной системе и проложивший новые пути развития физиологической науки. Основные работы Ухтомского посвящены физиологии двигательного аппарата и нервных центров. Развивая наследие Петербургской школы, он сформулировал взаимоотношения живой системы и раздражителя, представив их в виде двух положений: 1) при одном и том же раздражении содержание текущей ответной реакции определяется историей или функциональным состоянием живой системы; 2) при одном и том же функциональном состоянии живой системы содержание ее ответной реакции определяется особенностями действующего раздражителя. Установив эти закономерности, ученый тем самым заложил основы эволюционной физиологии как исторической дисциплины.

В своей книге «Физиология двигательного аппарата», изданной в 1927 г., Ухтомский развил оригинальную систему взглядов на природу утомления. Мировую известность ему принесло учение о доминанте, в основных чертах изложенное в его диссертации (1911) и раскрытое в изданной им монографии «Учение о парабии» (1927). Доминантой он назвал временно господствующий в центральной нервной системе очаг возбуждения, преобразующий и изменяющий работу прочих рефлекторных аппаратов в целом. К этому мнению Ухтомский впервые пришел, заметив, что во время кормления собаки

перестают реагировать на те раздражители, которые в других условиях вызывали у них защитные рефлексы. Таким образом, доминанта – рабочий принцип или основное правило деятельности нервной системы, которому подчиняется осуществление любой рефлекторной реакции организма. Она характеризуется следующими основными чертами: 1) в центре, становящемся доминантным, повышается возбудимость; 2) возбуждение доминантного центра обладает стойкостью; 3) доминирующий центр способен суммировать возбуждения; 4) возбуждение доминантного центра обладает инерцией; дальние волны возбуждения подбадривают установившуюся доминантную реакцию, ускоряя ее разрешение; 5) доминантное возбуждение сопряжено с торможением других рефлекторных механизмов, не принимающих участия в доминантной реакции.

Ф

Фагоцитоз – процесс поглощения и переваривания чужеродных веществ и микробов в лизосомах фагоцитов. Различают заверченный и незаверченный фагоцитоз. Фагоцитарная реакция осуществляется поэтапно. Заверченный фагоцитоз, заканчивающийся полным разрушением фагоцитированных объектов, происходит в несколько стадий: 1) положительный хемотаксис, или приближение фагоцита к микробу; 2) адгезия, или прилипание фагоцита к нему; 3) инвагинация (*впячивание*) мембраны фагоцита с последующим формированием фагосомы и ее слияние с лизосомой; 4) киллинг-инактивация в фаголизосоме, проявляющаяся набуханием, фрагментацией и лизисом микроба до низкомолекулярных соединений.

Фагоциты (*греч.* phagos – пожирать, kytos – клетка) – клетки, способные поглощать и разрушать микроорганизмы, их токсины и другие вещества, нарушающие гомеостаз. Это впервые установил в 1882 г. И.И. Мечников, назвав их *фагоцитами*. Среди них он выделил микрофаги – нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, и макрофаги – моноциты крови и гистиоциты органов и тканей.

Фактор (*лат.* factor – делающий, производящий) – причина, влияющая на процессы (*условия*); движущая сила какого-либо процесса (*явления*), определяющая его характер.

Фактор антропический – фактор, возникающий в ходе непосредственного воздействия человека на что-либо, например

снижение численности популяций животных и рыб в результате браконьерской охоты и лова сетями.

Фактор антропогенный – фактор, обязанный своим происхождением человеку или его производственной деятельности (планируемой – случайной, настоящей – прошлой).

Фактор биологический – фактор, порожденный жизнью, т.е. его источником служит непосредственно живой организм (*например, взаимоотношение хищника и жертвы как фактор сокращения численности жертв*).

Фактор вещественно-энергетический – любой фактор, сила воздействия которого адекватна переносимому потоку вещества и (или) энергии.

Фактор исторический – фактор, характер воздействия которого на природу был определен в ходе исторического развития человечества, например содержание диоксида углерода в атмосфере Земли за последние 100 лет возросло на 30 %.

Фактор лимитирующий – фактор, ограничивающий течение какого-то процесса, явления или существования организма (*вида, сообщества*), например препятствующий размножению и росту особей в популяции.

Фактор транскрипции – белок, связывающийся с регуляторной областью гена и регулирующий его экспрессию (*белок, помогающий РНК-полимеразе пройти все этапы транскрипции и обеспечивающий избирательность этого процесса*).

Транскрипционные факторы могут активировать или подавлять экспрессию генов. Важнейшие транскрипционные факторы контролируют многие гены, отвечающие за такие фундаментальные эмбриологические процессы, как сегментация, индукция, миграция и дифференциация клеток, апоптоз и др.

Фактор эволюционный – фактор, воздействие которого было определено в древние геологические эпохи, например газовое содержание атмосферы Земли возникло в результате совместной жизнедеятельности бактериально-водорослевых сообществ.

Фактор эдафический – фактор, определяемый почвенными особенностями.

Фактор экологический – любое условие среды, на которое живое реагирует приспособительными реакциями (*за пределами возможностей адаптации экофактор может стать летальным*). Все экологические факторы принято подразделять на абиотические, биотические и антропогенные.

Фактор экологической среды – любое условие среды, на которое живое реагирует приспособительными реакциями. По времени воздействия различают эволюционные, пространственно-географические условия, по силе воздействия – лимитирующие, экстремальные, сублетальные и летальные, а по форме – мутагенные, тератогенные, канцерогенные.

Фактор экстремальный – любой фактор, сила воздействия которого превышает адаптационные возможности живой системы, но не настолько велика, чтобы вызвать разрушение или смерть. Экстремальный фактор может иметь максимальное и минимальное выражение, но оба они, например «избыток–нехватка» одинаково экстремальны.

Факторы роста – это регуляторные белки, выделяемые клетками той же ткани, к которой они принадлежат, взаимодействующие с наружным рецептором клетки. Первым был открыт PDG-фактор, или фактор роста тромбоцитов (*platelet-derived growth factor*), который, как оказалось, образуется во многих клетках. В настоящее время обнаружены разнообразные факторы роста. Около 20 из них участвует в регуляции развития кроветворных клеток в костном мозге. Некоторые факторы роста являются колониестимулирующими факторами (КСФ). Такое название они получили потому, что стимулируют рост колоний определенных лейкоцитов. Для КСФ и факторов роста, участвующих в иммунном ответе, чаще используется термин «цитокины». Большинство из них действуют местно, на находящиеся рядом клетки, имеющие к ним рецепторы, и только некоторые секретируют их аутокринно для собственных нужд.

Факультативный (*фр. facultatif* – возможный, необязательный) – предоставляемый на выбор; более или менее регулярный, но необязательный; действующий от случая к случаю.

Факультативный гетерохроматин – неактивное состояние нуклеотидных последовательностей хроматина в одной из X-хромосом у самок млекопитающих.

Феминизация (*лат. femina* – женщина, самка) – развитие у особи мужского пола женских вторичных половых признаков. Феминизация возникает у мужчин при нарушениях гормонального баланса вследствие введения им женских половых гормонов, кастрации, пересадки половых желез.

Фен (*греч. phaino* – являю, обнаруживаю) – дискретный, неподразделяемый на составные компоненты без потери качества, генетически обусловленный признак, например желтая окраска семян гороха, голубые глаза у человека.

Фенилкетонурия – врожденное, связанное с генетическим дефектом рецессивное заболевание, вызванное нарушением превращения аминокислоты фенилаланин в аминокислоту тирозин, что приводит к задержке психического развития. Фенилаланин – ароматическая аминокислота, избыток которой в норме превращается в тирозин с помощью фермента фенилаланингидроксилазы. При недостатке фермента накапливающийся фенилаланин вынужденно подвергается дезаминированию в аномальный метаболит – фенилпировиноградную кислоту, которая выводится из организма с мочой. При этом развивается заболевание фенилкетонурия I (*кроме этой формы известна еще фенилкетонурия II и фенилкетонурия III*). Это заболевание опасно для младенцев, поскольку фенилпировиноградная кислота (*фенилтируват*) необратимо повреждает их мозг и вызывает раннюю смерть. Если болезнь выявлена сразу после рождения (*в течение двух недель*), ребенку назначают диету, бедную фенилаланином, но содержащую достаточное количество тирозина.

Фенокópия – ненаследуемая модификация, при которой смена фенотипа происходит без изменения генотипа.

Фенóмен (*греч. phainomenon* – являющееся) – редкое, необычное, исключительное явление.

Фенотип (*греч. phaino* – являю) – совокупность всех проявленных признаков организма, которые сформировались на основе генотипа в определенной среде обитания.

Фермéнты (*лат. fermentum* – закваска, брожение), *син.* энзимы – биологические катализаторы, которые, связываясь с молекулами реагирующих веществ, резко снижают активационный барьер, препятствующий началу химической реакции. Индуцируя энергетические потенции реагирующих молекул и таким образом переводя их в активное (*переходное*) состояние, они многократно ускоряют химические реакции.

Основные свойства: не входят в состав конечных продуктов реакции и не расходуются; ускоряют только те реакции, которые подчиняются законам термодинамики; как правило, не смещают точки равновесия реакции, а лишь ускоряют ее достижение.

От химических катализаторов ферменты отличаются по структуре и характеру действия: являются белками; обладают избирательно-узким спектром действия на субстраты; в производстве веществ и соединений обеспечивают почти 100 %-й выход чистых продуктов; в организме регулируют и координи-

руют метаболические процессы образования жизненно необходимых веществ, участвуя в поддержании гомеостаза. При этом скорость протекания ферментативных реакций в организмах на несколько порядков выше, чем реакций *in vitro* с участием химических катализаторов.

По механизму действия выделяют шесть основных классов ферментов: 1) оксидоредуктазы, катализирующие перенос электронов; 2) изомеразы, осуществляющие перенос атомных групп внутри молекулы с образованием изомерных форм; 3) трансферазы, участвующие в переносе химических групп от одной молекулы к другой; 4) гидролазы, переносящие функциональные группы на молекулу воды; 5) лиазы (*синтетазы*), осуществляющие прямые и обратные реакции присоединения химических групп по двойным связям в молекулах; 6) лигазы, образующие C – C, C – S, C – O и C – N- связи за счет реакций конденсации, сопряженных с распадом АТФ. Среди них различают простые ферменты, представляющие собой белки, при гидролизе распадающиеся на аминокислоты (*пепсин, трипсин, уреазу, лизоцим* и др.) и сложные, или голоферменты, в состав последних кроме белка (*апофермента*) входят кофакторы (ионы *Fe, Mn, Zn* и др.) и коферменты (*производные витаминов и фосфорной кислоты, нуклеотиды, фолиевая кислота, глутатион* и др.), которые, будучи прочно связанными с белковым компонентом, называются *простетическими группами*. Есть нерегуляторные и регуляторные; экзоферменты и эндоферменты, тесно связанные с клеточными структурами; конститутивные, непрерывно продуцирующиеся, и индуцибельные, или адаптивные, синтезируемые при внесении в среду соответствующих веществ (*пенициллиназа, β-галактозидаза, щелочная фосфатаза, аминокислотные декарбоксилазы* и др.); катаболические, расщепляющие сложные органические молекулы, и анаболические, участвующие в биосинтезе жизненно важных веществ.

По специфичности действия различают избирательно специфические ферменты, действующие лишь на одно-единственное вещество и катализирующие только определенное его превращение, например уреазы, расщепляющая мочевины на NH_3 и CO_2 , и ферменты, обладающие групповой специфичностью, участвующие в катализе веществ, отличающихся по структуре и физико-химическим свойствам, к которым, в частности, относятся пепсин и эстеразы.

В отдельную группу выделяют изоферменты (*изозимы*), представляющие собой молекулярные разновидности одного фермента, отличающиеся друг от друга электрофоретической подвижностью, адсорбционными свойствами, оптимальным значением pH, термостабильностью, чувствительностью к ингибиторам, сродством к субстратам, способностью образовывать комплексы с аналогами коферментов и др. Среди них различают генетически детерминированные и негенетические (вторичные, или приобретенные) формы, возникающие в результате химической модификации исходного фермента или его частичного протеолиза. Примерами первых могут служить пять изозимов лактатдегидрогеназы, содержащих полипептидные цепи двух видов в пяти комбинациях и катализирующих обратимую окислительно-восстановительную реакцию: лактат + НАД⁺ ↔ пируват + НАДН + Н⁺, а примерами вторых – два изозима пируваткиназы М и L с разными сочетаниями полипептидов в структуре и степенью сродства к фосфоенолпирувату, превращающемуся в пируват.

Каталитическую активность любого фермента определяет его активный центр. У простых ферментов он чаще всего образуется боковыми радикалами серина, гистидина, треонина, цистеина, глутамина, аспарагина и аргинина, а у голоферментов – аминокислотными остатками и кофактором или коферментом. Располагается активный центр, как правило, в углублении («*кармане*»), образованном третичной структурой молекулы белка-фермента. В нем выделяют зону связывания субстрата, где он закрепляется, и каталитическую зону, где происходит его превращение в продукт. В каталитическом действии ферментов выделяют три стадии: 1) присоединение молекулы субстрата (*S*) к ферменту (*E*); 2) превращение субстрата; 3) отделение конечных продуктов реакции (*P*) от катализатора, что можно представить в виде следующей формулы: $E + S \leftrightarrow ES \rightarrow E + P$.

Первая стадия – образование фермент-субстратного комплекса *ES* – становится возможной благодаря взаимному сродству. При этом молекулы фермента и субстрата не только сближаются, но и определенным образом ориентируются относительно друг друга. В результате связывания субстрата с ферментом образуется комплекс, который через ряд промежуточных стадий дает продукт реакции (рис. 29). Быстрому протеканию этой реакции способствует то, что взаимодействие фермента с субстратом вызывает в нем высокое напряжение внутримолекулярных связей, легко разрывающихся при

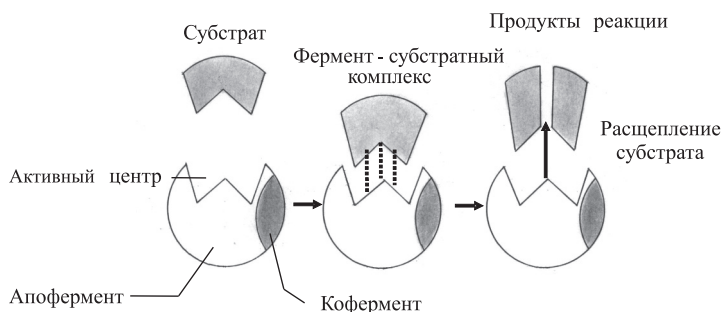


Рис. 29. Схема каталитического действия фермента

относительно небольшом повышении внутренней энергии молекул. У регуляторных (*аллостерических*) ферментов наряду с активным центром в белковом компоненте имеется один или несколько участков связывания вещества-модулятора (*регуляторных центров*), ничего общего не имеющего с субстратом. Разные модуляторы аллостерических ферментов оказывают на них как активирующее, так и ингибирующее действие, каждый раз вызывая скачкообразно обратимые конформационные перемены их структуры и кинетических параметров активности. Иными словами, «плюс–минус» аллостерические модуляторы порождают многочисленные модификации регуляторных ферментов, участвующих в одной и той же реакции. Непосредственного участия в каталитических реакциях они не принимают и поскольку связываются с участком аллостерического фермента вне активного центра, то какого-либо химического или «метаболического» отношения к субстрату не имеют.

Кроме аллостерических встречаются также ковалентные модуляторы, которые индуцируют присоединение – разъединение субъединиц регуляторных ферментов, вызывая изменение их четвертичной структуры с образованием прочных ковалентных связей с модификатором.

Феромоны (греч. *ferēiv* – переносить, *ormon* – возбудить) – биологически активные химические вещества, вырабатываемые экзокринными железами животных. Выделяясь во внешнюю среду одними особями, феромоны оказывают влияние на поведение, а иногда на рост и развитие других особей того же вида. К феромонам относятся половые аттрактанты (*привлекающие вещества, способствующие встрече самца и самки*), вещества тревоги, сбора и др. Особенно важную роль феромоны играют в жизни насекомых.

Фертильность (лат. fertilis – плодородный) – способность организма производить потомство; репродуктивная способность; среднее число рожденных женщиной детей (*простое воспроизводство населения поддерживается при рождении двух детей в семье*).

Фиксация углерода – трансформация диоксида углерода в органические соединения в процессе фотосинтеза.

Филаменты (лат. filamentum – нить) – общее название внутриклеточных цитоплазматических фибриллярных (*нитеподобных*) белковых структур.

Филл..., **филло...** (греч. phyllon – лист) – части сложных слов, означающие лист (*хлорофилл*).

Филогенез (греч. phyle – род, племя, genesis – связанный с процессом возникновения) – процесс исторического развития мира живых организмов как в целом, так и отдельных групп – видов, родов, семейств, отрядов (*порядков*), классов, типов (*отделов*), царств. Схематически его изображают в виде филогенетического древа.

Филэмбриогенез (греч. phyle – род, племя, embrion – зародыш) – эволюционное изменение хода индивидуального развития (эмбриогенеза) организмов. В зависимости от времени возникновения и характера эволюционных преобразований различают модусы (способы) филэмбриогенезов: анаболию (*изменение эволюции органов в конце онтогенеза*), девиацию (*изменение в развитии органа на средних стадиях его формирования*), архаллаксис (*развитие органа, с самого начала идущее по новому пути, не повторяющее развитие предка*).

Финка (нем. fippe) – личинка ленточных червей. Паразитирует в промежуточном хозяине (*беспозвоночные и позвоночные*). Развивается из зародыша (*онкосферы*), имеющего вид пузыря, в полость которого ввернута одна или несколько сформированных головок червей, превращающихся во взрослые формы в окончательном хозяине (*позвоночные или человек*).

Фит..., **фито...** (греч. phyton – растение) – части сложных слов, означающие «растение», «растительный».

Флэминг Александр (1881–1955) – английский микробиолог, родоначальник эры антибиотиков, член Лондонского Королевского общества. В 1928 г. из гриба рода *Penicillium* выделил антибиотик, лизирующий гноеродные бактерии, и назвал его пенициллином. В 1945 г. ему совместно с Г. Флори и Е. Чейном, получившими пенициллин в кристаллическом виде, присвоена Нобелевская премия «за излечение миллионов больных людей и спасение раненых во время Второй мировой войны».

Flip-flop – перескок молекул липидов из одного слоя мембраны в другой. Асимметричная организация липидов в каждом слое мембраны очень важна для функции клетки. Процесс перескока, или транслокации, липидов обеспечивается специальными механизмами. Например, в гепатоцитах имеется специальный обменивающий фосфолипиды белок, который связывает молекулу фосфолипида на одной стороне мембраны и переносит эту молекулу на другую сторону. Смешивание липидов может происходить также при формировании на эндоплазматическом ретикулуме мембраны везикул (*пузырьков*) и слиянии их с другими мембранами. Механизмы транслокации липидов обеспечивают избирательную локализацию этих молекул, а также отрицательный заряд на внутреннем слое мембраны (*обращенном к цитоплазме*).

Флоэма (*греч.* phloios – кора) – проводящая органические вещества ткань сосудистых растений, состоящая из ситовидных элементов, различного рода паренхимных клеток, волокон и склереид.

Флуктуация (*лат.* fluctuatio – колебание) – отклонение значимой величины выходного сигнала системы, состоящей из большого числа элементов, от среднего значения; нарушение стационарного равновесия и переход системы к неравновесности.

Фолдинг (*англ.* folding – сворачивание) – принятие молекулой белка правильной конформации, единственно подходящей для выполнения его функции. Фолдинг белков в клетке обеспечивают шапероны. Предполагают, что в патогенезе болезни Альцгеймера существенное значение может иметь нарушение фолдинга.

Фосфорилирование (*греч.* phosphoros – несущий свет) – процесс включения в молекулу остатка фосфорной кислоты (H_2PO_3), например образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата, катализируемый ферментами класса трансфераз.

Фото... (*греч.* photos – свет) – часть сложных слов, означающая «свет».

Фотодыхание, *син.* световое дыхание – зависимое от света образование гликолевой кислоты в хлоропластах с последующим ее окислением в пероксисомах. Это побочный путь фотосинтеза, который сопровождается потреблением O_2 и освобождением CO_2 . Фотодыхание, в отличие от дыхания, не сопровождается образованием АТФ. Оно осуществляется на ярком свете и при высокой температуре воздуха, когда происходит падение концентрации CO_2 и увеличение содержания O_2 в ли-

сте. В таких условиях фермент рибулозобифосфаткарбоксилаза проявляет оксигеназную активность, т.е. активнее связывается с кислородом, а не с углекислым газом.

Фотолиз воды – вызванный светом процесс расщепления молекул воды, происходящий в фотосистеме II в ходе световых реакций фотосинтеза.

Фотон (греч. *photos* – свет) – квант света (*квант электромагнитного поля*), элементарная частица с нулевой массой и спином 1, переносящая электромагнитное взаимодействие между заряженными частицами. Чаще всего *фотонами* называют частицы света, видимого человеческим глазом (*длины волн от 3,5 до 6,5 мкм*). Для обозначения переносчиков коротковолнового излучения (*фотонов более высоких энергий*) часто используют понятие «гамма-квант». Свет состоит из фотонов. Электрическая лампочка мощностью в 100 Вт излучает примерно 100 млрд (10^{20}) фотонов в секунду. Основная функция фотонов в современной Вселенной – переносить энергию, которая выделяется в процессах, происходящих в звездах, квазарах и других активных объектах. За счет энергии фотонов Солнца на Земле осуществляется процесс фотосинтеза. Фотоны служат одним из самых мощных инструментов познания окружающего мира: 90 % информации, получаемой нами, поступает через органы зрения – глаза.

Фотопериодизм – реакция на длину дня и ночи, позволяющая организмам различать времена года. У растений он определяется фотохромами – белками-фоторецепторами, находящимися в листьях. Самая распространенная у них система фотохромов, чувствительная к красному свету (660 нм), переводит фотохромы в активную «дальнокрасную» (730 нм) форму, а последняя – в «красную» неактивную форму P_{660} . В темноте P_{730} медленно разрушается. При увеличении светового дня равновесие между формами фотохромов сдвигается в сторону активной, она накапливается и действует как индуктор на зависящие от длины дня гены, в том числе и гены цветения. У растений короткого дня все происходит наоборот.

Фотосинтез (греч. *photos* – свет, *synthesis* – соединение) – способ фотоавтотрофного питания, при котором зеленые растения и некоторые микроорганизмы синтезируют органические вещества из углекислого газа (CO_2) и водорода, используя солнечную энергию. При этом кинетическая энергия фотонов света преобразуется и запасается в форме потенциальной (*покоящейся*) энергии органических веществ («солнечных консервов»).

В процессах фотосинтеза принимают участие электроны и различные молекулы хлорофилла.

Электроны являются носителями энергии, а хлорофилл выполняет функцию «зарядного устройства», в котором электрон получает квант энергии от фотона света. Молекула хлорофилла, получившая квант света, переходит в «возбужденное» состояние и отдает электрон в систему транспорта электронов для доставки его к окисленному НАДФ, который восстанавливается до НАДФН и сохраняет энергизированный электрон в составе водорода.

В электронно-транспортной системе часть энергии электрона используется для образования молекул АТФ, необходимых для реакций синтеза углеводов. «Вакансию» в молекуле отдавшего электрон (окисленного) хлорофилла занимает другой электрон. Источником (донором) электронов у разных бактерий служит сера, сероводород, молекулярный водород, сульфит или органические соединения, запасы которых на планете ограничены.

Цианобактерии (*синезеленые водоросли*), водоросли и высшие растения используют в качестве донора неограниченный источник электронов – водород воды. Эти организмы «изобрели» способ расщепления воды как механизм извлечения электронов.

Суммарные данные фотосинтеза у бактерий и зеленых растений обычно представляют уравнением следующего вида:



где CO_2 – источник углерода; H_2A – вещество – донор электронов, которое представляет собой либо воду, либо другое окисляемое вещество; CH_2O – синтезированное органическое вещество; 2A – окисленный остаток донора электронов – кислород у высших растений и водорослей, либо сера, или другие элементы у бактерий.

Фотосинтез является механизмом, с помощью которого осуществляется наиболее значимый кругооборот электронов (рис. 30) между растениями (*продуцентами органического вещества*) и животными организмами. Животные окисляют (разрушают) органические вещества, синтезируемые растениями-продуцентами, и используют энергию электронов окисленного вещества для синтеза АТФ, необходимой для их жизнедеятельности. При этом в их клетках из освобожденных от энергии электронов, а также протонов и кислорода синтезируется эндогенная вода: $4\bar{e} + 4\text{H}^+ + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$. (Например, при

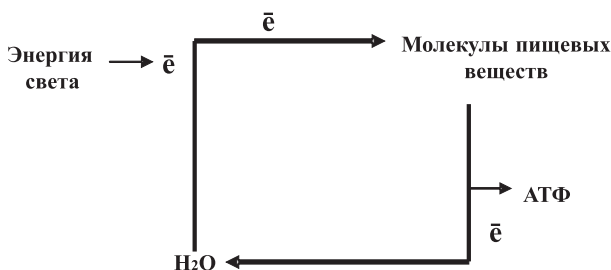


Рис. 30. Общая схема цикла кругооборота электронов

окислении 100 г жира образуется 106 г воды). Растения же воду окисляют: $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\bar{e} + 4\text{H}^+ + \text{O}_2\uparrow$; при этом в атмосферу выделяется молекулярный кислород, а бедные энергией электроны воды поднимаются на высокий энергетический уровень благодаря энергии фотонов солнечного света. Таким образом, фотосинтез зеленых растений есть способ передачи солнечной энергии электронам воды.

Появление фотосинтеза было самым важным событием с момента возникновения жизни. Атмосфера стала обогащаться кислородом, что привело к появлению эукариотических организмов. Тесное их взаимодействие с древними видами прокариот (предположительно, цианобактериями), привело к образованию в их составе полуавтономных хлоропластов, которые у высших растений имеют двояковыпуклую округлую форму. Содержимое хлоропласта окружено двойной мембраной. Фотосинтетические пигменты и молекулы, образующие цепь переноса электронов, встроены в фотосинтетические мембраны хлоропласта. Эти мембраны образуют системы трубочек и уплощенных мешочков, или тилакоидов, заполненных жидкостью. Мембрана тилакоидов образуется отшнуровыванием впячиваний внутренней мембраны хлоропласта. Тилакоиды являются резервуарами протонов. Они уложены в стопки — граны. Пространство хлоропласта, свободное от гран, называется *стромой*.

В зеленых растениях молекулы хлорофилла упакованы в функциональные комплексы, называемые *фотосистемами*. Фотосистемы состоят из молекул хлорофилла, улавливающих свет (*светособираательный комплекс*), и реакционного центра. Хлорофилл, улавливающий свет, называют *антенным*. Каждая фотосистема содержит 250–400 молекул хлорофилла различ-

ного типа (хлорофилл *a*, *b*, каротиноиды, ксантофиллы, фикоэритрины, фикоцианины и др.). В каждой фотосистеме наряду с молекулами хлорофилла светособираательного (антенного) комплекса есть так называемый реакционный центр, содержащий две молекулы хлорофилла *a* в комплексе с белками. Реакционный центр представляет собой нечто вроде ловушки, в которую попадает энергия фотона, поглощенного любой молекулой хлорофилла.

В процессе фотосинтеза участвуют фотосистема II (ФС-II) и фотосистема I (ФС-I). Их можно сравнить с солнечными батареями, соединенными через электрон-транспортную цепь, друг за другом. (*Нумерация фотосистем отражает очередность их открытия учеными.*) Хлорофилл реакционного центра фотосистемы II называют P_{680} , а фотосистемы I – P_{700} (англ. pigment – пигмент; числа соответствуют длине волны максимума поглощения света). Фотосистема II катализирует удаление электронов из молекул воды, а фотосистема I – ответственна за восстановление окисленного НАДФ (НАДФ⁺). Фотосистемы II и I работают синхронно и непрерывно, но фотосистема I может функционировать отдельно. В процессе эволюции сначала появилась ФС-I, а позже – ФС-II. Впервые две фотосистемы были «соединены» в цианобактериях – именно эти организмы впервые стали осуществлять фотосинтез с выделением кислорода. Фотосистема I была «заимствована» у зеленых серобактерий, тогда как фотосистема II – у пурпурных бактерий.

В фотосинтезе различают световые и темновые реакции, которые пространственно разобщены.

Световые реакции происходят в тилакоидах, а темновые – в строме хлоропласта.

В светозависимую стадию фотосинтеза кванты света поглощаются пигментом – хлорофиллом. Когда свет падает на молекулу хлорофилла, один из его электронов переходит на более высокий энергетический уровень. Возбужденные электроны передаются другим молекулам-акцепторам, а образовавшаяся «дырка» в молекуле хлорофилла заполняется электроном, который поступает из воды при ее разложении. Далее происходит перенос электронов по электрон-транспортной цепи, что сопровождается синтезом АТФ и образованием НАДФН₂.

Перенос электронов по электрон-транспортной цепи (рис. 31) от ФС-II к ФС-I сопряжен с работой протонного на-

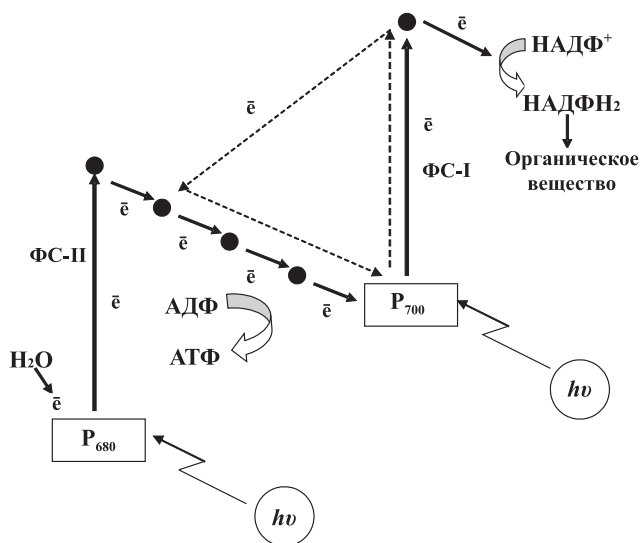


Рис. 31. Z – схема переноса электронов при нециклическом (полном) и циклическом (показано пунктиром) фотофосфорилировании

соса, который перекачивает протоны с внешней стороны тилакоидной мембраны внутрь тилакоида. (При расщеплении воды образуются также протоны внутри тилакоидов.)

Протонный насос создает на тилакоидной мембране разность потенциалов (H^+ -градиент), достаточную для синтеза АТФ из АДФ. В этом синтезе участвует фермент АТФ-синтаза, встроенный в мембрану тилакоида. Поглощение энергии солнечного света пигментными веществами, а затем преобразование ее в форму, доступную для использования в процессах метаболизма, представляет собой первый фотосинтетический механизм, возникший в ходе эволюции, и называется *фотофосфорилированием*. Однонаправленный поток электронов от воды до $NADP^+$ называется *нециклическим (полным) потоком*, а образование АТФ – *нециклическим фотофосфорилированием*.

ФС-I может работать независимо от ФС-II. Данный процесс называют *циклическим потоком электронов*. В ходе него не происходит фотолиз воды и образование $NADPH$, но образуется АТФ. Так как синтез АТФ связан с циклическим потоком электронов, его называют *циклическим фотофосфорилированием*. У эукариотических клеток он осуществляется

редко (только при недостатке НАДФ⁺), однако у фотосинтезирующих бактерий лежит в основе процессов анаэробного фотосинтеза.

Темновые реакции фотосинтеза осуществляются в строме хлоропласта независимо от света (*и на свету, и в темноте*). В ходе данных реакций происходит фиксация (*восстановление*) CO₂ и синтез органических веществ (*сахаров, аминокислот, жирных кислот и др.*). Для этого используется энергия АТФ и восстановительная сила НАДФН₂, образующихся при световых реакциях. Детальный цикл этих реакций представили Кальвин, Бенсон, Бессем в серии блестящих экспериментов с клетками хлореллы.

Ключевым ферментом в цикле Кальвина является фермент рибулозо-1,5-бифосфат-карбоксилаза, который катализирует соединение CO₂ с изомером рибозы – рибулозой, фосфорилированной по концевым углеродным атомам. Возникающее при этом промежуточное шестиуглеродное соединение нестабильно и распадается на две трехуглеродные молекулы фосфоглицериновой кислоты (*ФГК*). Далее происходит восстановление ФГК до трехуглеродного альдегидного сахара – фосфоглицеральдегида (*ФГА*) – с использованием энергии АТФ и водорода НАДФН₂, образовавшихся в световых реакциях. Часть молекул выходит из цикла, и из них синтезируются все органические вещества, необходимые клетке; другая часть ФГА используется для регенерации рибулозо-1,5-бифосфата, и цикл замыкается. Растения, у которых первым продуктом фотосинтеза является трехуглеродное соединение, называются *C₃-растениями*.

Таким образом, темновая фаза фотосинтеза представляет собой замкнутое кольцо реакций (*цикл Кальвина*). В это кольцо «входят» CO₂, НАДФ·Н и АТФ, а «выходят» – фруктоза, НАДФ⁺ и АДФ с остатком фосфорной кислоты. НАДФ⁺ и АДФ возвращаются обратно в световую фазу фотосинтеза. Суммарное уравнение темновой фазы фотосинтеза можно представить следующим образом:



Фермент рибулозо-1,5-бифосфат-карбоксилаза, катализирующий реакцию фиксации CO₂, реагирует не только с CO₂, но и с кислородом. Данные реакции конкурентны. У *C₃-растений* на ярком свету и при высокой температуре воздуха на-

блюдается падение концентрации CO_2 и увеличение содержания O_2 в хлоренхиме листа. В таких условиях рибулозо-1,5-бифосфат-карбоксилаза активнее взаимодействует не с CO_2 , а с кислородом. При этом в процессе фотосинтеза образуется только одна молекула фосfogлицириновой кислоты и выделяется в атмосферу CO_2 . Фотосинтез в таком случае снижается на 30–50 %. Этот побочный путь фотосинтеза называют *фотодыханием*. (В отличие от темнового дыхания он не ведет к синтезу АТФ.)

Для снижения интенсивности фотодыхания многие растения (*сахарный тростник, сорго, кукуруза* и др.), произрастающие в засушливом климате, выработали морфологические и биохимические адаптации, благодаря которым увеличивается содержание CO_2 в клетках, где работает рибулозо-1,5-бифосфат-карбоксилаза. В листьях этих растений вокруг обкладки сосудистого пучка, в клетках которой осуществляется цикл Кальвина, лежат клетки мезофилла, где ассимиляция идет по другому пути. У данных растений углерод прежде чем вступить в цикл Кальвина связывается с фосфоенолпировиноградной кислотой и образуется щавелево-уксусная кислота (*оксалоацетат*). Фермент, катализирующий эту реакцию, – ФЕП-карбоксилаза – обладает очень высоким сродством к CO_2 ; затем через промежуточные реакции CO_2 переходит в состав яблочной кислоты (у некоторых растений – в аспарагиновую кислоту).

Яблочная кислота активно мигрирует из хлоропластов клеток мезофилла в хлоропласты клеток обкладки проводящего пучка, где CO_2 освобождается и включается в цикл Кальвина. Первый продукт ассимиляции CO_2 имеет четыре атома углерода, поэтому такие растения называют *C_4 -растениями*. Новый механизм превращений углерода у C_4 -растений называют путем Хэтча – Слэка. Он не заменяет, а лишь дополняет цикл Кальвина; C_4 -растения обычно не очень продуктивны при низких температурах.

В условиях высокой освещенности и нехватки воды у суккулентных растений (*кактусы, толстянки* и др.) возник САМ-метаболизм (*англ. crassulacean acid metabolism*) – «толстянковый тип» обмена органических кислот, свойственный растениям семейства Crassulaceae. У этих растений в ночное время, когда устьица открыты, яблочная кислота запасается в вакуолях, а в световой период она декарбоксилируется, и CO_2 поступает в цикл Кальвина в пределах той же клетки. В данном

случае разделение C_3 - и C_4 - путей осуществляется во времени, поскольку днем устьица растений закрыты для экономии влаги, а ночью – открыты.

Таким образом, фотосинтез – единственный процесс, который обеспечивает все живые существа (за исключением микробов-хемосинтетиков) энергией в форме органического вещества, которую он «получает» у Солнца. Благодаря деятельности фотоавтотрофных организмов становится возможным существование гетеротрофных организмов (например, животных), пища которых состоит из органических веществ. Жизненно необходимый для высших организмов атмосферный кислород также поступает в атмосферу благодаря фотосинтезу. В биологической эволюции ни один случай «загрязнения среды» не имел столь далеко идущих прогрессивных последствий. Использование кислорода в дыхательном обмене гетеротрофов открыло путь для эволюции организмов с неизмеримо более высоким уровнем интенсивности физиологических процессов.

Роль промежуточного соединения («зарядного устройства») на пути электронов от низкого энергетического уровня в молекуле воды к высокому энергетическому уровню в коферменте НАДФН₂ играет хлорофилл.

Фотосинтез происходит с участием поглощающих свет пигментов. Пигменты, которые участвуют в процессе фотосинтеза, – хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины. Обнаружено несколько форм хлорофилла, которые различаются по молекулярной структуре. Хлорофилл *a* характерен для всех фотосинтезирующих эукариот и цианобактерий. Это основной пигмент, участвующий в процессе фотосинтеза у данных организмов. Сосудистые растения, мхи, зеленые и эвгленовые водоросли содержат и хлорофилл *b*. Он является вспомогательным пигментом, который расширяет спектр поглощения света в процессе фотосинтеза. Когда молекула хлорофилла *b* поглощает свет, то возбужденный электрон передает свою энергию хлорофиллу *a*. Поскольку хлорофилл *b* поглощает свет других длин волн, нежели хлорофилл *a*, то тем самым расширяется диапазон длин волн, которые могут использоваться для фотосинтеза.

У некоторых групп водорослей вместо хлорофилла *b* функционирует хлорофилл *c*. Фотосинтезирующие бактерии (кроме цианобактерий) содержат либо бактериохлорофилл (пурпурные бактерии), либо хлоробийум-хлорофилл (зеленые серные

бактерии). Хлорофиллы *b* и *c*, а также фотосинтетические пигменты бактерий – это химические вариации основной структуры хлорофилла *a*.

В преобразовании энергии участвуют и другие типы пигментов – каротиноиды и фикобилины. Энергия, поглощенная вспомогательными пигментами, должна быть перенесена на хлорофилл *a*. Фикобилины характерны для цианобактерий и хлоропластов красных водорослей. В отличие от каротиноидов, фикобилины растворяются в воде. Вспомогательные пигменты способны использовать энергию света в более широком диапазоне, а бактериохлорофилл – и ближнее инфракрасное излучение (до 1000 нм).

Единственный известный в природе нехлорофилльный способ запасаения энергии света осуществляют бактерии *Halobacterium halobium*. На ярком свете при пониженной концентрации O_2 они образуют в своих мембранах пурпурный белок бактериородопсин. В результате индуцированной светом цистрансизомеризации ретиналя (*хромофора этого пигмента*) происходит поглощение H^+ и синтез АТФ. Последний используется для частичного обеспечения энергетических потребностей клетки.

При использовании воды в качестве донора электронов требуется затратить два кванта света, чтобы поднять энергию электрона до уровня восстановления CO_2 . Поэтому при фотосинтезе у растений, в отличие от бактерий, имеют место две фотохимические реакции, которые осуществляются последовательно в ФС-II и ФС-I, различающихся по длине волны поглощаемого света. Кроме «зарядки» электронов, ФС-II участвует в окислении молекул воды. Фотосинтезирующие бактерии (*кроме цианобактерий*) не имеют ФС-II и поэтому не способны использовать воду в качестве донора электронов и не выделяют кислород.

Фотосинтез кислородный – сложный процесс, требующий участия большого числа специализированных белков и белковых комплексов.

Фотосистема – система, участвующая в световых реакциях фотосинтеза, происходящих в тилакоидах.

Фототропизм (*греч.* photos – свет, trope – поворот) – свойство растений поворачиваться к источнику света или же отворачиваться от него.

Фотофосфорилирование – образование АТФ в хлоропластах в процессе фотосинтеза.

Фрагменты Оказаки – короткие фрагменты ДНК длиной 1000–2000 оснований, образующиеся на отстающей цепи ДНК в результате прерывистой репликации; впоследствии ковалентно соединяются в непрерывную цепь.

Фрейд Зигмунд (1856–1939) – австрийский невропатолог, психиатр и психолог, основоположник психоанализа (*греч.* *psyche* – душа, *analysis* – разбор). Первые его работы были посвящены изучению терапевтического действия лекарственных средств при неврозах, но, убедившись, что они мало эффективны, Фрейд начал использовать гипноз. Результаты исследования на эту тему были опубликованы им совместно с Дж. Брейером в книге «Очерки истерии» (1895), где они впервые обосновали этиологическую роль вытесненных переживаний в механизме развития неврозов. Основные идеи психоанализа были описаны Фрейдом в работе «Толкование сновидений» (1900), суть которого заключается в анализе сновидений и ошибочных действий с целью восстановления в сознании психотравмирующих ситуаций, вытесненных в бессознательное и являющихся причиной различных заболеваний. Согласно Фрейду, основным видом психотравмирующих аффектов, вытесненных из сферы сознательного, являются сексуальные переживания и другие запретные желания, приводящие к неврозу.

Метод психоанализа заключается в том, чтобы снова, преодолев психологическое сопротивление больного, перенести вытесненный патогенный материал в сознание пациента и тем самым помочь ему разрешить внутренние конфликты путем сознательного овладения своими желаниями, т.е. переключить их на другие, более приемлемые в социальном отношении цели.

Техническими средствами психоанализа служат выявление и анализ патогенного материала, толкование сновидений, изучение ошибочных действий и овладение трансфером – умением направить беседу в русло переноса на врача своих эротических или враждебных чувств и этим способствовать излечению.

Функциональная геномика – направление науки, изучающее функции отдельных генов, в котором используются методы геной инженерии, позволяющие выключать гены, увеличивать их количество (*дозу*), не воспринимать сигналы, регулирующие их экспрессию.

Функция (*лат.* *functio* – исполнение) – специфическая деятельность организма, его органов, тканей, клеток.

Функция в физиологии – форма деятельности клетки, ткани, органа, системы, организма в целом. Основной функци-

ей их является непрерывно происходящий обмен веществ и энергии, с которым связаны рост, развитие, размножение, питание, дыхание. Реализация всех этих функций обеспечивается каталитической активностью внутриклеточных ферментов. Функции различных органов человека и животных зависят от их структурной организации. Возможные пределы колебаний функциональной активности генетически запрограммированы в клетках специализированных тканей. Системные функции рассматриваются, как правило, в рамках анатомических объединений, однако для поддержания определенных показателей, например осмотического давления, температуры крови, на постоянном уровне, различные в анатомическом отношении органы могут объединяться в функциональные системы. Важнейшей системной функцией на уровне целостного организма является сохранение постоянства внутренней среды. Нарушение гомеостаза всегда сочетается с дисфункциями – ослаблением или усилением деятельности органов и тканей.

X

Хелаты (греч. chele – клешня) – клешневидные соединения, в которых центральный атом или ион как бы охвачен клешнями двух или более донорских атомов лигандов. К хелатным соединениям относятся, в частности, хлорофилл, гемоглобин, витамин B_{12} с ионами Mg^{2+} , Fe^{2+} , Co^{2+} .

Хемоосмотическая теория – теория, объясняющая механизм преобразования энергии в биологических мембранах митохондрий. Предложена лауреатом Нобелевской премии П. Митчеллом в 1966 г. Согласно теории, запасание энергии АТФ (*окислительное фосфорилирование*) происходит вследствие предварительного накопления зарядов на внутренней мембране митохондрий, создания мембранного потенциала и разности концентраций протонов (H^+). На стороне внутренней митохондриальной мембраны, обращенной к матриксу, расположены особые ферментные комплексы. Каждый такой комплекс состоит из головки, ножки и основания. В основании располагаются компоненты дыхательной цепи. *(Комплексы дыхательной цепи построены из множества полипептидов и содержат ряд различных окислительно-восстановительных коферментов, связанных с белками. Компоненты дыхательной цепи катализируют перенос электронов от НАДН + H^+ на молекулярный кислород.)*

Хемосинтез – процесс образования бактериями-прототрофами органических веществ из диоксида углерода за счет энергии, полученной при окислении аммиака, водорода, соединений серы, закисного (*двухвалентного*) железа и др. Хемосинтезирующие бактерии наряду с фотосинтезирующими растениями составляют группу аутотрофных организмов.

Хемотаксис – направленное движение организмов или фагоцитирующих клеток под влиянием градиента концентрации химических веществ.

Хиазма (*греч. chiasma* – перекрест) – 1) участок, в котором две гомологичные хромосомы обмениваются наследственным материалом при мейозе; 2) зрительная хиазма – перекрест зрительных нервов в области промежуточного мозга.

Химера (*греч. chimera* – мифическое чудовище, имеющее голову льва, туловище козы и хвост дракона) – организм, сочетающий в себе отдельные части клеток, тканей, органов или участков тела разных видов. В основе образования химер лежит объединение клеток, происходящих от разных зигот.

Хитин (*греч. chiton* – верхняя одежда) – прочный жесткий азотсодержащий полисахарид, образующий клеточные стенки некоторых грибов, наружный скелет членистоногих; входит в состав поверхностных структур некоторых протистов.

Хлор... (*греч. chloros* – зеленый) – часть сложных слов означающая «зеленый».

Хлороз – полная утрата или недостаток хлорофилла.

Хлоропласт – хлорофиллсодержащая пластида растений и водорослей, в которой осуществляется фотосинтез.

Хлорофилл (*греч. chloros* – зеленый, *phyllon* – лист) – зеленый пигмент растительных клеток; рецептор световой энергии при фотосинтезе.

Холдейна правило – у гомогаметного пола (XX) кроссинговер происходит чаще, чем у гетерогаметного (XY); у самцов дрозофилы отсутствует.

Хол(е)... (*греч. chole* – желчь) – часть сложных слов, означающая «желчь».

Хром... (*греч. chroma* – цвет) – часть сложных слов, означающая «цвет», «цветной».

Хроматида (*греч. chroma* – цвет, окраска, *id* – дочь) – одна из двух продольных структурных и функциональных единиц хромосомы, образующихся при редупликации (*удвоении*) в процессе клеточного деления.

Хроматин – материальный субстрат хромосом, представляющий собой многокомпонентную систему молекул, находящихся в определенных пространственных, химических и физических взаимоотношениях. Основным структурным и химическим компонентом хроматина служит комплекс ДНК с гистонами и негистоновыми белками. Различают гетерохроматин и эухроматин, которые в процессе клеточного деления, конденсируясь, образуют хромосомы в виде компактных структур.

Хромопласт – пластида, содержащая пигменты, обычно это желтые и оранжевые каротиноиды.

Хромосомная карта – графическое изображение хромосомы с обозначением последовательности расположения на ней генов и относительных расстояний между ними. Процесс построения хромосомных карт называют *картированием хромосом*.

Хромосомная теория наследственности – генетическая теория, согласно которой главными носителями наследственности являются хромосомы и расположенные на них в определенной линейной последовательности гены. Ее основы сформулированы Т. Морганом.

Хромосомные болезни – группа болезней, в основе развития которых лежат нарушения числа или структуры хромосом, возникающие в гаметах (*зрелых половых клетках*) родителей или на ранних стадиях дробления зиготы (*оплодотворенной яйцеклетки*). Хромосомные аномалии возникают в среднем у 7 из 1000 живорожденных детей.

Хромосомный набор – совокупность соматических и половых хромосом, содержащихся в клетке. У каждого вида растений он постоянен как по числу хромосом, так и по их размерам и форме. Зрелые половые клетки-гаметы содержат одинарный (*гаплоидный*) хромосомный набор (n), а соматические – двойной (*диплоидный*), обозначаемый $2n$.

Хромосомы (*греч.* chroma – цвет, окраска, soma – тело) – главные структурно-функциональные элементы клеточного ядра, в которых находятся расположенные в линейном порядке гены, обеспечивающие хранение и воспроизведение генетической информации. В состав хромосом эукариот входит ДНК, гистоновые и негистоновые белки, а также РНК, которая, вероятно, выполняет регуляторные, структурные или иные функции. Основным компонентом хромосом, несущим генетическую информацию, является ДНК. Хромосомы клеток могут находиться в двух структурно-функциональных состояниях.

При рабочем состоянии хромосом в интерфазном ядре происходят интенсивные процессы транскрипции и репликации, длина функциональных хромосом увеличивается в десятки, а иногда в сотни раз. Естественно, что в этом состоянии они очень разрыхлены и потому невидимы в микроскопе.

Находясь в неактивном состоянии, хромосомы максимально конденсированы и компактны, так как это необходимо для того, чтобы во время клеточного деления в минимальном объеме без структурных нарушений перенести огромные по длине молекулы ДНК и обеспечить тем самым перераспределение генетического материала между дочерними клетками. Четко различимую палочковидную форму хромосомы приобретают при делении ядер. В это время их так называемая транспортная форма состоит из двух рядом лежащих одинаковых хроматид, которые, отделившись друг от друга, становятся дочерними. В период между делениями ядра из каждой дочерней хромосомы в результате идентичного удвоения (*редупликации ДНК*) снова образуются две лежащие вместе хроматиды.

Морфологию хромосом обычно характеризуют по их состоянию на стадии профазы, прометафазы и метафазы митоза. Каждая из них имеет специфическую форму и размер. Хромосомы состоят из центромеры (*первичная перетяжка*), плеч (*p* – короткое и *q* – длинное), находящихся по обеим ее сторонам, и двух теломер – конечных участков плеч. В каждом плече дифференциально окрашенной хромосомы имеется от одного до четырех районов. Внутри района выделяют сегменты с различной интенсивностью окраски, которые, как и районы, нумеруются по порядку от центромеры к теломере. На стадии профазы митоза в гаплоидном наборе хромосом выявлено более 2000 сегментов. Так, например, символическая запись 6 p1 5 означает: шестая хромосома, пятый сегмент первого района короткого плеча (рис. 32). Термин «хромосомы» предложен Вальдейером в 1888 г. В ядре диплоидной клетки человека – 46 хромосом (22 пары аутосом и 2 половые хромосомы). В пресинтетический период жизненного цикла делящихся клеток, а в неделящихся клетках – постоянно, каждая хромосома содержит лишь одну молекулу ДНК. Общая длина всех 46 молекул ДНК, находящихся в ядре человеческой клетки, – 190 см. Эти молекулы существенно различаются по размеру; средняя длина одной из них примерно 4 см.

Х-сцепленное наследование – тип наследования признаков, гены которых локализованы в X-хромосоме.

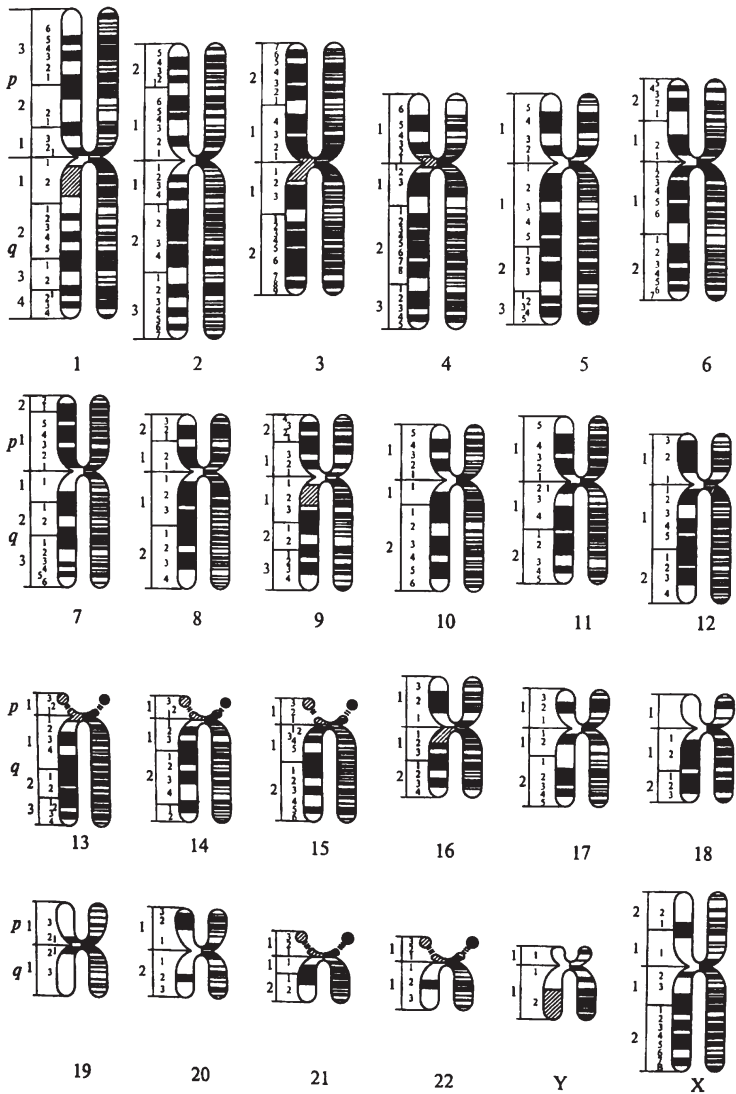


Рис. 32. Стандартная схема кариотипа человека, составленная по результатам дифференциальных окрасок хромосом. В изображении одной хромосомы объединены две схемы. В хроматиде левой части каждой хромосомы показаны сегменты, обнаруживаемые в метафазе. Справа показана схема распределения сегментов в профазной хромосоме

Ц

Ца́рство – самая крупная таксономическая категория. Выделяют царства растений, животных, бактерий, протистов, грибов, вирусов животных и растений.

Цвето́к – репродуктивная структура покрытосеменных. Полный цветок состоит из чашечки, венчика, андроеца (*тычинок*) и гинецея (*плодолистиков*). Каждый цветок содержит хотя бы одну тычинку или один плодolistик.

Целиа́кия (*греч.* koiliakos – кишечный, страдающий расстройством кишечника), *син.* кишечный инфантилизм, идиопатическая стеаторея – хроническое воспалительное заболевание тонкой кишки с атрофией ворсинок, гиперплазией крипт, инфильтратом слизистой. Связана с недостаточностью специфических аминопептидаз, обеспечивающих процесс дезаминирования глютена (*компонента пшеницы*), что приводит к накоплению в организме токсических метаболитов. Целиакия встречается как у детей, так и у взрослых. Распространенность заболевания в разных регионах составляет от 1 : 300 до 1 : 2000. Подобная непереносимость у людей описана также в отношении ржи, ячменя и овса.

Целлюло́за – нерастворимый линейный полисахарид, состоящий из многих глюкозных остатков; основной компонент клеточной оболочки растений и некоторых протистов.

Це́лостность – понятие, характеризующее сложные объекты (*организм, клетка, популяция, личность*), обладающие относительной автономностью и самодостаточностью.

Ценоге́нэз (*греч.* kainos – новый, genesis – происхождение), *син.* «эмбриоадаптация» – обеспечение процесса нормального развития организмов до полного формирования и функционирования у них органов, характерных для взрослых особей, чему обычно предшествуют провизорные (*временные*) зародышевые органы, например быстро исчезающие жаберы у личинок насекомых, плацента у самок живородящих, структуры, временно окружающие эмбрион птиц.

Цено́з (*греч.* koinos – общий) – любое сообщество животных, растений, микроорганизмов, т.е. зоо-, фито-, микробоценозы.

Центрио́ль (*греч.* kentron – центр, *лат.* olus – уменьшительный) – цитоплазматическая органелла, лежащая вблизи ядерной оболочки, по структуре идентичная базальному тельцу. В ходе митоза и мейоза делится и участвует в формировании митотического веретена. Встречается в клетках большин-

ства эукариот, за исключением грибов, красных водорослей и безжгутиковых клеток растений.

Центромéра (лат. centrum – срединная точка, греч. meros – часть, доля), син. кинетохор – участок хромосомы, контролирующей ее движение к разным полюсам клетки во время митоза или мейоза; место прикрепления к хромосоме нитей (микротрубочек) веретена.

Церкарибзы – болезни, вызываемые личинками трематод (сосальщиков) семейства Schistosomatidae, паразитирующих во взрослом состоянии в венозной системе задних отделов кишечника или печени водоплавающих птиц. Мирацидии (ресничные личинки), попав в водоемы с пометом птиц, выходят из яиц и для продолжения развития внедряются в организм промежуточных хозяев – пресноводных моллюсков, где проходят сложный цикл партеногенетического развития, в результате которого формируется большое число подвижных личинок – церкарий. Выходя из инвазированных моллюсков, церкарии активно проникают в кожу птиц и человека, вызывая дерматиты.

Цефализация (греч. kephale – голова) – филогенетический процесс обособления головы у животных и включения в ее состав ряда органов, расположенных у предков в других частях тела; увеличение отношения массы головного мозга к массе тела животного.

Цинкернагель Рольф (1944) – швейцарский врач-биохимик совместно со своим коллегой австралийским ветеринарным врачом-биохимиком П. Дохерти в 1996 г. были удостоены Нобелевской премии «за раскрытие универсального механизма распознавания антигенов», установив, что их идентификация начинается с фагоцитоза макрофагами и последующего процесса расщепления чужеродных белков до пептидов (нескольких аминокислотных остатков). Пептиды затем выбрасываются на мембрану и встраиваются в антигены МНС, изменяя их физико-химическую структуру, что быстро распознается тимоцитами. Вслед за этим организм реагирует иммунной (защитной) реакцией, разрушая генетически чужеродную «метку», в том числе трансплантаты доноров, содержащие иные по структуре антигены МНС.

Циркадные ритмы (лат. circa – около, dies – день), син. циркадианные, окологосуточные ритмы – закономерно повторяющиеся фазовые изменения в интенсивности и характере проявления биологических процессов и природных явлений с периодом от 20 до 28 ч.

Цистрѳн – участок ДНК, кодирующий одну полипептидную цепь. Если белок состоит из нескольких разных полипептидных цепей (*субъединиц*), то детерминирующий его ген включает несколько цистронов. Однако такое определение относится в основном к бактериям, где цистроны одного гена обычно следуют в ДНК друг за другом. У животных и человека цистроны нередко располагаются в разных хромосомах и обычно их называют *генами*, например ген α -цепи и ген β -цепи гемоглобина.

Цит..., **цѳто...** (*греч.* kytos – вместилище, сосуд) – части сложных слов, имеющих отношение к клетке.

Цитозѳн – пиримидиновое азотистое основание, входящее в состав ДНК и РНК.

Цитозѳль (*греч.* kytos – клетка, solutio – раствор) – 1) неосаждаемая при ультрацентрифугировании фракция гомогената (*разрушенная механическим способом ткань*), содержащая матрикс цитоплазмы и очень легкие структуры, например микрофиламенты; 2) цитоплазматический компартмент, включающий все, что не относится к окруженным мембранами органеллам.

Цитокинез – деление цитоплазмы в процессе митоза или мейоза.

Цитокины (*греч.* kytos – клетка, kineo – возбуждаю) – вещества, активирующие и координирующие взаимодействие клеток. По структуре они являются гликопротеинами с молекулярной массой от 8 до 80 кД, а по эффекту действия – медиаторами. Вырабатываются при иммунном ответе, развитии воспаления и кроветворении, регулируя и стимулируя их. Обладают потенцирующим и аддитивным действием. Однако могут оказывать и противоположный эффект. Быстро синтезируясь (*в течение 1–4–24 ч*), они в короткие сроки расходуются или выводятся из кровотока через почки. При угасании иммунной реакции синтез цитокинов прекращается. Сродство к цитокинам определяется наличием на мембранах клеток специфических рецепторов, но многие из них отличаются плейотропизмом.

Цитокины вырабатываются Т-лимфоцитами, В-лимфоцитами, НК-клетками, моноцитами/макрофагами, дендритными и другими клетками соединительной ткани. Цитокины лимфоцитов называют *лимфокинами*, моноцитов – *монокинами*, клеток стромы – *гемопѳтинами* (*греч.* haima – кровь, poie̐sis – создание). При этом лимфокины регулируют активацию, рост и дифференциацию лимфоцитов, монокины стимулируют неспецифические эффекторные клетки воспали-

ния, а гемопоэтины – процессы кроветворения. Независимо от того, какими клетками вырабатываются цитокины, они подразделяются на четыре группы: интерлейкины (*лат.* *inter* – между, *leukos* – белый), координирующие взаимодействие между лейкоцитами; интерфероны (*ИФН*), обладающие противовирусной активностью; факторы некроза опухолей (*ФНО*), разрушающие мутантные клетки; колониестимулирующие факторы (*КСФ*), вызывающие экстрамедуллярные (*внемозговые*) очаги кроветворения. Отдельно выделяют трансформирующий фактор роста β (*ТФР β*). В норме, без антигенной стимуляции иммунной системы, в кровотоке обнаруживаются небольшие количества цитокинов, в основном это цитокины стромальных клеток и моноцитов, стимулами для их секреции могут, по-видимому, служить контакты с окружающими клетками, метаболиты и многие другие факторы. В отсутствие стимуляции лимфокины не выделяются и покоящиеся лимфоциты обычно на них не реагируют. Активированные клетки начинают продуцировать цитокины в ближайшие часы. Так, монокины и гемопоэтины обнаруживаются спустя 1 ч, интерлейкины – через 2 (*ИЛ-2*), 4 (*ИЛ-4*), 6 (*ИЛ-10*) ч. Пик выработки моно- и гемопоэтинов приходится на 3–14-й ч, а большинства интерлейкинов – на 2–3 сут.

Цитолёмма – клеточная оболочка, клеточная мембрана, плазматическая мембрана.

Цитоплазма (*греч.* *kytos* –местилище, сосуд, *plasma* – вылепленное, образование) – обязательная часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром; высокоупорядоченная многофазная коллоидная система в клетке, способная к обратимым переходам из золя в гель. В состав цитоплазмы входят растворимые белки-ферменты, РНК, полисахариды, липиды, АТФазы.

Цитоплазматическая наследственность – неменделевское наследование, в основном по материнской линии, вследствие репликации и передачи генетического материала цитоплазматических органелл: митохондрий, хлоропластов и т.п.

Цитоскелёт – пронизывающая цитоплазму сеть трубчатых и волокнистых белковых структур, обеспечивающая форму эукариотических клеток, расхождение хромосом при их делении, участвующая в транспорте макромолекул и органелл, обуславливающая подвижность жгутиков и ресничек. Цитоскелет клетки представлен тремя компонентами: микротрубочками, микрофиламентами и промежуточными филаментами. Микротрубочки размерами 5–6 мк в длину и 24 нм в поперечнике состоят из 13 тубулиновых (*лат.* *tubula* – трубочка)

протофиламентов (*нитей*), идущих по спирали. Каждая из этих нитей собрана из чередующихся полипептидных димеров α - и β -тубулина. При этом их полимеризация происходит в направлении от головы к хвосту таким образом, что микротрубочка имеет определенную полярность: ее концы обозначаются соответственно как плюс- и минус-концы.

Микротрубочки – структуры нестабильные – быстро собираются и разбираются. Их минус-концы связаны с центром организации микротрубочек, который расположен около ядра клеток и представлен парой центриолей, образованных из слившихся микротрубочек. Микротрубочки участвуют во многих процессах, протекающих во всех эукариотических клетках: мейозе, митозе, клеточном движении и секреции, изменении консистенции цитозоля путем перехода из геля в золь и наоборот, а также в эндоцитозе и экзоцитозе. В форме митотического веретена они являются важнейшей частью аппарата, обеспечивающего правильное распределение ДНК между дочерними эукариотическими клетками при их делении. Как правило, микротрубочки в клетках ассоциированы с миозином, динеином, кинезином и другими белками, которые связывают их со всеми элементами цитоскелета. Так, кинезин обеспечивает транспорт органелл и везикул из одной части клетки в другую, от плюс-конца микротрубочки к минус-концу, а динеин – в обратном направлении. Нарушение сборки микротрубочек в клетках может явиться причиной ненормального их развития. К этому, в частности, приводят колхицин и винбластин, блокирующие сборку микротрубочек, таксол, стимулирующий их образование, а также недостаток кислорода, пониженная или повышенная температура.

Промежуточные нити и микрофиламенты, как и микротрубочки, тоже белковые структуры, но у разных типов клеток они состоят из специфических белков. В частности, в эпителиальных клетках они сформированы из кератина, в клетках соединительной ткани – из виментина, в клетках мышечных тканей – из десмина. Микрофиламенты создают внутриклеточный каркас, обеспечивают упругость клетки и упорядоченность органелл в цитоплазме. Связываясь с плазмолеммой посредством промежуточных белков (*винкулин, талин*), они образуют скопления по периферии клетки.

Цитотомия (*греч.* kytos – вместилище, сосуд, tome – рассечение), *син.* цитокинез – разделение материнской клетки на две дочерние в телофазе митоза или мейоза. Цитокинез – типичная,

но не обязательная стадия завершения митоза и мейоза. Если цитокинез не происходит, то образуется двуядерная клетка.

Цитохрóm (*греч.* kytos – вместилище, сосуд, chroma – цвет) – гемсодержащий белок, служащий переносчиком электронов при дыхании и фотосинтезе.

Ч

Чаргаффа правило – в любых молекулах ДНК сумма пуриновых оснований (аденин+гуанин) равна сумме пиримидиновых оснований (*тимин+цитозин*), т.е. $A+G : T+C = 1$. Это правило было использовано при построении модели структуры ДНК, а у микроорганизмов – для установления видовой принадлежности. Так, например, у возбудителей газовой гангрены отношение $A+G : T+C$ равно 0,45, у актиномицетов – 2,73.

Частота аллеля (allelic frequency) – отношение частоты встречаемости одного из аллелей локуса к сумме частоты встречаемостей в нем всех других аллелей многочисленных особей (*индивидуумов*) популяции. Частота аллеля выражается в долях единицы. Например, для двухаллельного локуса (А, а) в популяции из 13 тыс. человек, где 3,8 тыс. человек имеют генотип АА, 6400 – Аа и 2800 – аа, частота аллеля А составляет

$$\frac{2 \cdot 3800 + 6400}{2 \cdot 13\,000} = 0,54, \text{ а } \frac{2 \cdot 2800 + 6400}{2 \cdot 13\,000} = 0,56.$$

Для большинства локусов человека частота одного аллеля ($\leq 0,999$) значительно превышает частоту другого (*других*) ($\leq 0,001$). Вследствие этого в больших популяциях подавляющее большинство (99,8 %) особей оказываются гомозиготными по более часто встречающемуся аллелю, около 0,198 % – гетерозиготными и 0,001 % – гомозиготными по редкому аллелю. Если же частоты двух аллелей данного локуса составляют 0,99 и 0,01, то гетерозиготными будут примерно 2 % особей. Если два или больше аллелей данного локуса в популяции встречается с частотой 0,01 и выше, то говорят, что имеет место генетический полиморфизм, и локус называют *полиморфным*.

Чижевский Александр Леонидович (1897–1964) – биофизик и одаренный математик, врач, живописец и поэт. Автор многих научных работ по гелиобиологии, заложивших основы космической биологии. В частности, он впервые выявил, что солнечная активность коррелирует с магнетизмом Земли; заболеваемостью, рождаемостью и смертностью людей; размно-

жением и миграционными процессами животных, рыб и насекомых; ростом, цветением и урожайностью растений; периодичностью эпидемий, эпизоотий, эпифитий и даже степенью патогенности микроорганизмов.

Не меньший интерес имеют работы Чижевского по аэроионификации. Им был установлен факт микробоцидного (*губительно*) действия отрицательно заряженных аэроионов. Сконструировав оригинальные аппараты-ионизаторы, он пытался использовать их для массовой аэроионификации в быту и на производстве, а также в лечении некоторых заболеваний. Его открытия в то время не привлекли внимания ученого мира в СССР, а часто даже подвергались обструкции. Высокую оценку как ученый А.Л. Чижевский получил за рубежом, где в 1937 г. во Франции опубликовал книгу «Земное эхо солнечных бурь», переизданную в России уже в постсоветское время.

Чистая линия – генетически однородное потомство одной самоопыляющейся или самооплодотворяющейся особи; гомозиготные организмы по изучаемым признакам; инбредные линии, которые получают путем близкородственного скрещивания раздельнополых животных.

Ш

Шапероны (*англ.* букв. – пожилая дама, сопровождающая молодую девушку на балах) – семейство специализированных внутриклеточных белков, обеспечивающих быстрое и правильное сворачивание (*фолдинг*) вновь синтезированных молекул белка. Известны и другие шапероны, например HSP 70, синтез которого активируется при стрессе, в частности при тепловом шоке (*отсюда и название Heart shock protein 70 – белок теплового шока, где цифра 70 обозначает его молекулярную массу в килодальтонах*). Эти шапероны предотвращают денатурацию белков при высокой температуре. Связываясь с аномальными белками, восстанавливают их конформацию и тем самым повышают выживаемость организма при резком ухудшении физико-химических параметров среды.

Шеррингтон Чарлз Скотт (1857–1952) – английский нейрофизиолог, основатель научной школы физиологов. Изучил механизм развития децеребрационной ригидности (*повышение тонуса разгибательных мышц после перерезки ствола мозга*) и участие ствольных структур головного мозга в реализации позднотонических рефлексов, простых и сложных дви-

жений. Составил карты иннервации (*снабжение нервными окончаниями*) разных участков тела для каждого корешка спинного мозга, выяснил происхождение спинального шока (*временное исчезновение рефлексов спинного мозга после его травмы*). Важнейшей заслугой Ч. Шеррингтона является исследование механизмов координации рефлекторных процессов. Разработал учение о рецептивных полях, разделил рецепторы на экстеро- и интерорецепторы. Назвал область контакта нейронов *синапсом*, показал однонаправленное проведение возбуждения в синапсах, наличие синаптической задержки, исследовал роль синапсов в процессах возбуждения и торможения. Результаты этих исследований обобщил в монографии «Интегративная деятельность нервной системы», изданной в 1906 г. Удостоен Нобелевской премии в 1932 г. «за изучение функций нейронов».

Щ

Щелочной – относящийся к веществам, высвобождающим в воде ионы гидроксила (OH^-), в результате чего pH возрастает выше 7.

Э

Эволюционное время – время, определяемое скоростью накопления мутаций в данном гене.

Эволюция (лат. *evolutio* – развертывание) – необратимое историческое развитие живой природы. Определяется наследственностью, изменчивостью и естественным отбором организмов. Сопровождается приспособлением их к условиям существования, образованием и вымиранием видов, преобразованием биогеоценозов и биосферы в целом.

Эволюция – самодвижение системы «живое – неживое», а не системы «организм – среда». В связи с этим эволюция связана с преобразованием энергии и определяется законами связей и взаимодействия организмов друг с другом и с неорганической средой.

Эври... (греч. *eury* – широкий) – часть сложных слов, указывающая на обширность, широкое распространение, разнообразие.

Эгрессивная система – замкнутая система, в которой все элементы жестко подчинены одной властной структуре (как в системе «мать – плод»).

Эдасфэра (*греч.* aedaphos – почва, сфера, шар) – общемировой почвенный покров как часть биосферы.

Эдатоп (*греч.* aedaphos – почва, toros – место) – совокупность условий среды, создаваемых почвой.

Эдафический (*греч.* aedaphos – основа, почва) – относящийся к почве.

Эдельман Джералд Морис (1929) – американский иммунолог и биолог, совместно с английским иммунологом Р. Портером обосновал и доказал в 60-х гг. XX в., что антитела состоят из четырех полипептидных цепей, связанных друг с другом дисульфидными мостиками; две из них – длинные и изогнутые, как хоккейные клюшки, а две – короткие и прямые – прилегают к верхним отрезкам длинных цепей, в результате чего под электронным микроскопом имеют вид буквы игрек. Им удалось расщепить под влиянием папаина игрекомолекулу иммуноглобулина на три фрагмента: два верхних, так называемых Fab-фрагмента (*Fragment antigen binding*), содержащих по одному антигенсвязывающему центру, и нижний, константный Fc-фрагмент (*Fragment crystallizable*), неспособный к взаимодействию с антигеном и представляющий собой константные домены тяжелых цепей. В 1969 г. работа была закончена расшифровкой аминокислотной последовательности каждой полипептидной цепи антител. В 1972 г. Дж. Эдельман и Р. Портер были удостоены Нобелевской премии.

Эдификатор (*лат.* edificator – строитель) – вид растений в растительном сообществе, определяющий его особенности и играющий важную роль в создании структуры экосистемы, например сосна – в сосновом лесу, ковыль – в степи.

Эдриан Эдгар Дуглас (1889–1977) – английский физиолог, член Лондонского Королевского общества (1923) и его президент (1950–1955). Разработал микроэлектродную технику, с помощью которой зарегистрировал электрическую активность отдельных нервных клеток; установил роль рефрактерного периода (*невозбудимости*) в формировании ритмической активности нейронов. Разработал метод прямого раздражения коры головного мозга с целью выяснения природы корковых потенциалов. Установил локализацию в коре мозга кожного анализатора (*соматосенсорной зоны*). В 1932 г. Э. Эдриан был удостоен Нобелевской премии «за открытие функций нейронов», разделив ее с Ч. Шеррингтоном.

Эквивалентность (*лат.* aequus – равный, valens – имеющий силу, значение, цену) – равный по величине; отношение типа равенства.

Экзогенный – вызываемый внешними факторами, агентами, причинами.

Экзоны (англ. ex(press)ion – выражение) – участки гена эукариот, кодирующие синтез его продукта (*белка*) и чередующиеся во многих генах с интронами.

Экзонуклеазы – ферменты, последовательно отщепляющие нуклеотиды с 5'–3'-концов ДНК или РНК.

Экклс Джон (1903–1975) – австралийский нейрофизиолог. Член и президент Австралийской академии наук (1957–1961), создавший Международную школу внутриклеточных исследований нейрональной активности. Усовершенствовал микроэлектродную технику, Экклс впервые осуществил внутриклеточную регистрацию биопотенциалов от отдельных нейронов мозга, исследовал возбуждающие и тормозящие синаптические процессы, описал динамику их взаимодействия, раскрыл природу постсинаптического торможения, участие в нем тормозных нейронов и тормозных медиаторов.

Впервые описал пресинаптическое торможение, которое развивается в аксо-аксональных синапсах, образованных специальными тормозными нейронами на афферентных терминалях в спинном мозге. Показал, что в этих тормозных синапсах развивается длительная деполяризация, которая ведет к снижению возбуждающего действия афферентных терминалей на нейроны спинного мозга.

Показал роль пресинаптического торможения в координации рефлекторной деятельности мозга. Благодаря работам Экклса о природе торможения теперь известно не меньше, чем о процессе нервного возбуждения. Своими исследованиями ученый достиг глубины познания тормозных нервных процессов, позволившей успешно решить проблему, которую И.П. Павлов называл *«проклятой проблемой физиологии»*. В 1963 г. Дж. Экклс был удостоен Нобелевской премией *«за открытие ионных механизмов торможения в нервных клетках»*.

Экологическая ниша – понятие, включающее в себя пространство, занимаемое видом или организмом, положение вида в сообществе, позволяющее ему устойчиво существовать за счет сформировавшихся трофических связей.

Экологическая проблема – любые явления, связанные с неблагоприятными воздействиями человека на природу и обратными влияниями природы на человека, его экономику, жизнь и хозяйственно значимые процессы.

Экологические факторы – вещества-агенты физической или химической природы, условно подразделяющиеся на средовые и социально-средовые.

К средовым экологическим факторам относят химические соединения, ионизирующую радиацию, радиоволновое излучение, к социально-средовым – алкоголь, никотин, наркотики, психотропные вещества.

Экологические факторы по направленности действия разделяют на строго периодические (*время суток, сезоны года, приливы-отливы*); незакономерно повторяющиеся (*наводнения, ураганы, землетрясения*); изменяющиеся в одном направлении (*потепление или похолодание, зарастание водоемов, заболачивание территорий*). Лучше всего изучено биологическое действие закономерно повторяющихся факторов, в частности циклов свет–темнота или, иначе говоря, реакций организмов на длину светового дня, которые выражаются в изменениях физиологических процессов и поведения.

Паразитерна адаптация организмов к закономерно меняющейся солнечно-лунной цикличности. Доказано, что солнечная активность коррелирует с магнетизмом Земли, заболеваемостью, рождаемостью и смертностью людей; размножением и миграционными процессами животных, рыб и насекомых; ростом, цветением и урожайностью растений; периодичностью эпидемий, эпизоотий, эпифитий и даже степенью патогенности микроорганизмов. Хуже адаптированы организмы к нерегулярно-периодическим факторам и совсем не приспособлены к антропогенным, которые относят к группе ксенобиотиков (*греч. хенос – чужой*) и называют их *антиэкологичными* и *патогенами*.

Экологический кризис (*греч. krisis – поворотный пункт, исход*) – напряженное состояние взаимоотношений между человеком и природой, характеризующееся несоответствием развития производительных сил и производственных отношений в человеческом обществе экологическим возможностям биосферы.

Экологический кризис характеризуется не только усилением воздействия человека на природу, но и резким увеличением влияния измененной людьми природы на общественное развитие. За всю историю выделяют несколько экологических кризисов.

Первым считается кризис собирательства и примитивного промысла, который произошел в период мустьерской культуры и был связан с обеднением доступных ресурсов.

Второй кризис возник 7–10 тыс. лет тому назад в результате охоты на крупных животных и нехватки пищи. Этот кризис называют поэтому «*кризисом консументов*».

Третий кризис развился вследствие засоления почв и деградации поливного земледелия из-за перехода человека от собирательства и охоты к земледелию и скотоводству. Никаких следов на глобальной концентрации биогенов все эти кризисы не оставили.

Четвертый кризис, называемый «*кризисом продуцентов*», связывают с массовым уничтожением лесов для освобождения территорий под сельскохозяйственные поля и пастбища, для использования древесины в качестве топлива, строения жилищ и флота. Этот процесс начал интенсивно развиваться примерно 3–4 тыс. лет назад вначале на Ближнем Востоке, в Китае и в Индии, затем охватил Грецию, с раннего средневековья перешел в Европу и стал планетарным.

Глобальные изменения концентрации биогенов в окружающей среде, связанные с уничтожением биомассы лесов и истощением почвы на сельскохозяйственных угодьях, проявились лишь в середине XX в.

Экосистема (*греч.* oikos – жилище, место пребывания, sistema – целое, объединение) – устойчивая взаимосвязь живых и неживых компонентов, в которой происходит внешний и внутренний круговорот веществ, обеспечивающий жизнь (*А. Тенсли*); совокупность совместно обитающих организмов и условий их существования, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом, образующих систему взаимообусловленных биотических и абиотических явлений и процессов; любое сообщество живых существ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей между отдельными экологическими компонентами (*Н. Реймерс*); те объединения жизни и окружающей среды, которые характеризуются определенной стабильностью и обладают четко функционирующим внутренним круговоротом веществ (*Ю. Одум*); единый природный или антропогенно-природный комплекс, состоящий из совокупности живых организмов и окружающей их среды, взаимосвязанных обменом веществ и энергии и объединенных в функциональное целое (*Ю. Хрусталева, Г. Матишов*). Экосистемы не имеют определенного объема и могут охватывать пространства любой протяженности – аквариум, озеро, луг, роща, океан.

Экспансия (*лат.* expansio – распространение) – расширение сферы господства, влияние, распространение чего-либо за первоначальные пределы.

Экспансия тринуклеотидных повторов – патологическое увеличение числа копий внутригенных tandemных последовательностей, состоящих из трех нуклеотидов, что называют также *динамическими мутациями*.

Эксперимент (*лат.* experimentum – проба, опыт) – метод познания, при помощи которого в контролируемых и управляемых условиях достигается выполнение поставленных задач и целей.

Экспрессивность гена (*лат.* expressio – выражение), *син.* выражение гена – степень и (или) характер фенотипического проявления одного и того же аллеля определенного гена у разных особей. При этом одни из них, например аллели системы групп крови АВ0 у человека, имеют постоянную экспрессивность, а другие, примером которых могут служить аллели, определяющие окраску глаз, – вариабельную экспрессивность. На их экспрессивность влияют гены-модификаторы или специфические условия среды. В случаях крайне изменчивой экспрессивности (*вплоть до отсутствия проявления признака*) используют дополнительную характеристику проявления генов – пенетрантность.

Экспрессия (работа) генов – процесс передачи (*реализации*) генетической информации от ДНК с помощью различных типов РНК к полипептидам (*белкам и ферментам*). Экспрессии подвергается не вся имеющаяся в ядре генетическая информация, а лишь какая-то ее часть, обычно весьма небольшая.

Экстенсивный (*лат.* extensivus – расширяющий, удлиняющий) – расширение какой-либо отрасли производства за счет небольшого капиталовложения или сельского хозяйства – за счет расширения земельной площади. В противоположность интенсивному обозначает количественное, но не качественное изменение.

Экстра... (*лат.* extra – сверх, вне) – часть сложных слов, означающая «сверх, вне».

Экстраполяция (*лат.* extra – сверх, вне, polio – выправляю, изменяю) – распространение выводов, полученных из наблюдения над одной частью явления, на другую его часть; способность правильно предугадать ход какого-либо события на основе ознакомления с предыдущими этапами его развития; перенесение индивидуального опыта, знания законов природы и общества на новую задачу, что позволяет принять творческое решение и достичь цели.

Экто... (греч. *ektos* – вне, снаружи) – часть сложных слов, означающая «внешний, наружный».

Эктодерма (греч. *ektos* – вне, снаружи, *derma* – кожа) – наружный зародышевый листок многоклеточных животных. Из эктодермы образуются: эпидермис кожи, ногти, волосы, центральная и периферическая нервная система, хрусталик глаза, зубная эмаль, потовые железы, передний и задний отделы кишечника; у кишечнорастворимых – наружный слой стенок тела.

Электрон-транспортная цепь – цепь переноса электронов на O_2 , после чего, забирая из окружающей среды водород в виде протонов, кислород превращается в H_2O .

У эукариот эта стадия окисления глюкозы происходит во внутренней мембране митохондрий и сопровождается образованием наибольшего количества АТФ. Переносчики электронов размещены на поверхности или в глубине внутренней митохондриальной мембраны. Многие переносчики электронов – их называют *цитохромами* (они окрашены в красный цвет) – это белки, содержащие в качестве простетической группы гем. Единственный небелковый переносчик электронов – убинон, названный так потому, что, с одной стороны, он – хинон, а с другой – встречается повсеместно (англ. *ubiquitous* – вседеющийся). Сокращенно его обозначают CoQ , или просто Q .

Митохондриальная электрон-транспортная цепь содержит: FMN-белок; белки, содержащие негемовые железосерные центры; убинон, не связанный с белком и свободно перемещающийся в мембране; цитохромы – белки, содержащие гем. Разные цитохромы обозначаются буквенными индексами: c_1 , c , a , i , a_3 , b_1 , b_h . Поток электронов через комплексы электронных переносчиков вызывает выкачивание протонов из митохондрий в межмембранное пространство. Поскольку протоны являются положительно заряженными частицами, вследствие их выкачивания из матрикса митохондрий на мембране возникает разность электрического потенциала (минус – внутри митохондрии) и разность pH (выше – внутри). В совокупности электрический и концентрационный градиенты составляют протондвижущую силу (термин предложил П. Митчелл), которая и является источником энергии для синтеза АТФ.

Электрофорез – разделение заряженных молекул по размерам, осуществляется чаще всего с использованием сетчатой структуры геля.

Элиминация (лат. *elimino* – изгоняю за порог) – исключение, удаление, разрушение; отбор необходимого материала для поддержания системой устойчивости и развития.

Эмбрион (*греч.* embryo) – то же, что зародыш животных и человека.

Эмбриональные стволовые клетки, *син.* ES-клетки – зародышевые стволовые клетки, обладающие способностью к дифференцировке и превращению в любые типы клеток (*у человека их около 350*). ES-клетки широко используются в восстановлении поврежденных органов и тканей. Стволовую клетку из зародыша мыши выделил М. Эванс (1981), а из зародыша человека – Дж. Томпсон и Дж. Бекер (1998).

Эмерджентность (лат. *emergeo* – возникаю, появляюсь) – взгляд, согласно которому возникновение качественно нового является непознаваемым, так как не основано на естественной закономерности. Так, невозможно предсказать свойства белка, исходя из знаний о свойствах аминокислот, входящих в его состав.

Эмоции (*фр.* emotion – волнение, *лат.* emoveo – потрясаю, волну) – реакция человека и животных на воздействие внутренних и внешних раздражителей, имеющая ярко выраженную субъективную окраску, субъективная форма отражения событий. По П.К. Анохину, это физиологическое состояние, связанное с переживаниями человека, его отношения к себе и к окружающему миру, от глубоко травмирующих страданий до высоких форм радости и социального жизнеощущения.

Эмпиризм (*греч.* emperia – опыт) – направление в теории познания, признающее чувственный опыт единственным источником достоверного знания.

Эндерс Джон (1897–1985) – американский вирусолог, член Национальной академии наук США. Его первые научные работы были посвящены бактериологии. В 1948–1952 гг. совместно с Т. Уэллером и Ф. Роббинсом разработал способ получения однослойных культур клеток для размножения вирусов полиомиелита и кори с последующей идентификацией их с помощью специфических антисывороток, за что всем троим ученым в 1954 г. была присуждена Нобелевская премия. Широкое использование культур клеток в 50-х гг. XX в. позволило в считанные годы выделить десятки видов патогенных для человека вирусов и, главное, детально изучить стадии и фазы их репродукции.

Эндогенный – внутреннего происхождения.

Эндодерма (*греч.* endon – внутри, derma – кожа) – слой клеток, охватывающий проводящий цилиндр в корнях и некоторых стеблях. На радиальных и поперечных стенках клеток эндодермы находятся пояски Каспари. У семенных растений эндодерма – самый внутренний слой первичной коры.

Эндокáрпий (*греч.* endon – внутри, karpos – плод) – самый внутренний слой перикарпия.

Эндоми́тбз – увеличение числа хромосом в период ядерного и клеточного роста без деления ядра или клетки. Расхождение хромосом происходит внутри ядра с сохранением ядерной оболочки и без образования веретена. Если возникающие эндомитотическим путем хромосомные нити не расходятся, образуются политенные гигантские хромосомы.

Эндонуклеáза – фермент, гидролизующий внутренние фосфодиэфирные связи и расщепляющий молекулы ДНК и РНК. Эндонуклеазы участвуют в рекомбинации, репарации и рестрикции.

Эндонуклеазы рестрикции – класс ферментов, выделенный из бактерий, которые в процессе жизнедеятельности разрушают внедрившуюся в их цитоплазму чужеродную ДНК типоспецифического бактериофага. В отличие от экзонуклеаз, которые разрывают фосфодиэфирные связи в ДНК в непредвиденных сайтах (*местах*), эндонуклеазы рестрикции осуществляют разрез в точно предсказуемых сайтах. Открытие эндонуклеаз рестрикции явилось эпохальным событием в молекулярной биологии, так как с их помощью стало возможным выделение отдельных генов из ДНК и проведение генно-инженерных работ.

Эндоплазматический ретикулум (эндоплазматическая сеть) – органоид эукариотических клеток, состоящий из мембран, отделяющий компартменты цитоплазмы от цитозоля. Просвет эндоплазматической сети представляет собой замкнутое пространство, сообщаемое посредством везикул (*транспортных пузырьков*) с комплексом Гольджи и внешней для клетки средой.

В составе эндоплазматического ретикулума (ЭР) различают гранулярную и гладкую (*агранулярную*) сеть.

Гранулярная сеть ретикулума представлена системой многочисленных плоских мембранных цистерн с рибосомами на ней, а гладкая – системой анастомозирующих мембранных каналов, пузырьков и трубочек. Комплекс мембран гранулярной эндоплазматической сети связан с наружной мембраной оболочки ядра и перинуклеарной (*околоядерной*) цистерной. В нем происходит синтез белков.

Гладкая эндоплазматическая сеть участвует в метаболизме стероидных гормонов. Ее цистерны специализированы также для накопления в них Ca^{2+} путем постоянного откачивания его

из цитозоля. Особенно много таких депо Ca^{2+} имеется в остеоцитах и миоцитах, нейронах, яйцеклетке, эндокринных клетках. Важно также подчеркнуть, что детоксикация (*обезвреживание*) вредных веществ не просто происходит в печени, а в гладкой эндоплазматической сети печеночных клеток, в ней же идет синтез триглицеридов и большей части других липидов.

Эндоспёрм – триплоидная питательная ткань зародышевого мешка, развивающаяся в результате слияния гаплоидного ядра спермия с центральным диплоидным ядром зародышевого мешка. При этом возникает триплоидное ядро ($3n$), дающее начало питательной ткани. Исключение составляют те виды покрытосеменных, у которых питательная ткань имеет $5n$, $9n$, $15n$.

Энергия (*греч.* *energia* – действие, деятельность) – сумма всех действий, которые может произвести система над окружающей средой; количественная мера различных форм движения материи. Различные формы энергии – механическая (*кинетическая*), химическая (*потенциальная*), тепловая, электромагнитная, гравитационная, атомная (*ядерная*) – могут превращаться друг в друга в строго определенных соотношениях, но общее ее количество, как это вытекает из закона сохранения энергии, не изменяется.

В отличие от вещества, энергия не занимает определенного пространства и не обладает массой. Полная энергия тела складывается из внешней энергии, определяемой, например, положением в пространстве, скоростью движения, и внутренней, например энергии молекул и их реакций.

Некоторую часть внутренней энергии составляет так называемая свободная энергия ΔG (*читается как «дельта джи»*), которую в ходе химических реакций описывает уравнение Гиббса:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

где ΔH – теплосодержание, или энтальпия молекулы (*греч.* *enthalpo* – нагреваю); T – абсолютная температура; ΔS – энтропия системы.

Величину свободной энергии ΔG выражают в калориях (*кал*) или в джоулях (*Дж*) на моль ($1 \text{ кал} = 4,19 \text{ Дж}$).

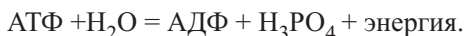
Химические превращения, протекающие с потреблением свободной энергии (*синтетические процессы*), в совокупности называют *анаболизмом* или *анаболическими реакциями*, а процессы, протекающие с выделением свободной энергии, – *катаболизмом* или *катаболическими реакциями*.

Источником свободной энергии для гетеротрофных организмов является процесс окисления пищи. Для каждого потре-

бляющего энергию процесса в клетках есть общий энергетический носитель (*интермедиат*), который принимает энергию от всех реакций окисления веществ и доставляет ее туда, где совершается работа и требуется энергия.

Главным переносчиком энергии в клетке служит АТФ (*аденозинтрифосфорная кислота*). В каждый момент любая клетка содержит небольшое количество АТФ, которого хватает лишь на короткое время. Молекула АТФ заряжена и не может спонтанно диффундировать через клеточную мембрану, поэтому всякая клетка вынуждена сама вырабатывать АТФ, поддерживая ее быстрый круговорот. У человека каждая молекула АТФ расщепляется и вновь регенерируется 2400 раз в сутки, так что средняя продолжительность ее жизни менее 1 мин. У человека со средней массой тела за сутки может синтезироваться и соответственно расходоваться около 30 кг АТФ и более. Энергия, высвобождающаяся при расщеплении АТФ, используется для работы сократительных белков, обеспечивающих мышечное сокращение, генерации электрических сигналов, идет на биосинтез, перекачку ионов и молекул против градиентов их концентрации.

Непрерывный синтез АТФ у животных и человека осуществляется в ходе двух процессов – гликолиза и клеточного дыхания. Образующаяся энергия в форме АТФ постоянно расходуется на «внутреннюю» и «внешнюю» работу. При этом энергия освобождается в ходе следующей реакции:



Энергия постоянно расходуется, поэтому запас АТФ должен непрерывно пополняться на основе обратной реакции, идущей с затратой энергии. При этом АДФ (*аденозиндифосфорная кислота*) превращается в АТФ.

Энергия обратной реакции $\text{АДФ} + \text{H}_3\text{PO}_4 = \text{АТФ} + \text{H}_2\text{O}$ потребляется в небольшом количестве в процессе биохимических реакций, идущих в цитозоле при гликолизе (*субстратное фосфорилирование*). Значительная часть энергии образуется в митохондриях клетки в ходе мембранного окислительного (*с участием кислорода*) фосфорилирования. Длительное существование организма возможно лишь в том случае, если полученная энергия превосходит затраченную.

Энтальпия (*греч. enthalpo* – нагреваю) – теплосодержание химической системы любой клетки, состоящей из огромного числа отдельных молекул, в каждой из которых заключено некоторое количество энергии, определяемое ее структурой и наличием водорода–кислорода (*чем больше водорода, тем*

больше энергии и, наоборот, чем больше кислорода, тем ее меньше). Когда в ходе химической реакции структура молекул меняется, то изменяется и энтальпия. При отрицательных значениях энтальпии теплота, теряясь и рассеиваясь, увеличивает температуру окружающей среды, а при положительных – все происходит наоборот.

Энтро́пия (греч. *en* – в, внутрь, *trope* – поворот, превращение) – одна из физических величин, характеризующих тепловое состояние тела или системы тел; мера внутренней неупорядоченности системы (*хаоса*); количественный показатель беспорядка в самых разнообразных негативных процессах: в физике – рассеивание тепла; в экологии – загрязнение окружающей среды; в финансовой системе – процесс инфляции; в информационной – «шумы», бесполезные сообщения; в производстве – выпуск бракованной продукции; в строительстве – разрушение зданий; в учебном процессе – шпаргалки, подсказки; в жизни – процессы старения. Понятие энтропии было введено Клаузиусом (1865) в качестве меры хаоса и необратимости для изолированных систем.

Энкефа́лины – нейропептиды, обладающие морфиноподобным (*опиатным*) болеутоляющим и успокаивающим действием, участвуют в формировании эмоциональных состояний. Образуются главным образом в центральной нервной системе позвоночных.

Энтоде́рма (греч. *entos* – внутри) – внутренний зародышевый листок многоклеточных животных, из которого образуются эпителий кишечника, поджелудочная железа, печень, легкие и другие органы; внутренний слой стенки тела у кишечнополостных.

Эпи... (греч. *epi* – на, над, сверх, при, после) – часть сложных слов, означающая «расположенный поверх чего-либо, возле чего-либо, следующий за чем-либо».

Эпиге́нез – предположение о том, что организм развивается заново, а не из имеющихся (*предобразованных*) в яйцеклетке структур.

Эпиге́нетика (греч. *epi* – над, после) – наука, изучающая механизмы регуляции активности генов на различных этапах развития организма. На эту активность влияют цитоплазма клетки, межклеточные взаимодействия, весь организм в целом, окружающая среда.

Эпигенетические регуляторные механизмы отвечают за индивидуальное развитие организмов и служат связующим звеном между генотипом и фенотипом.

Среди различных способов генетического контроля особый интерес в эпигенетике представляют надмолекулярные механизмы дифференциальной экспрессии генов, связанные с модификацией генома без изменения первичной последовательности нуклеотидов в ДНК. Большой интерес в настоящее время привлек феномен геномного импринтинга (*англ.* imprint – отпечаток), попеременно маркирующий мужские или женские локусы гомологичных хромосом и выключающий в первом случае экспрессию женского аллеля, а во втором – мужского. При этом экспрессированные гены отца контролируют развитие плаценты, а материнские – развитие эмбриона, что во всех случаях заканчивается недоразвитием плода. Этими исследованиями доказано, что гены материнской и отцовской гомологичных хромосом в клетках млекопитающих экспрессируются неодинаково, т.е. вклад родителей в геном потомка является неэквивалентным.

Медицинские аспекты эпигенетики в Европе изучает «Human Epigenome Consortium». Термин «эпигенетика» предложил К. Уоддингтон, а генетический импринтинг – Х. Кроуз.

Эпистаз (*греч.* epistasis – остановка, препятствие) – один из типов взаимодействия неаллельных генов, при котором происходит подавление действия одной аллельной пары генов доминантным геном (*доминантный эпистаз*) или рецессивными генами (*рецессивный эпистаз*) другой, не аллельной им пары генов. Символически эпистатирование обозначают значком «>» – «больше». Подавляемый ген называют *гипостатичным*. Рецессивный эпистаз (*эпистатируют рецессивные аллели*) выражается формулой $aa > BB, Bb, bb$, а доминантный эпистаз (*эпистатируют доминантные аллели*) – $A > BB, Bb, bb$. Характерным для эпистаза является то, что определенные группы, имеющие разный генотип, обладают одинаковым фенотипом. В связи с этим при эпистазе во втором поколении дигибридного скрещивания наблюдается изменение соотношения расщепления по фенотипу $9 : 3 : 3 : 1 \rightarrow 13 : 3, 9 : 3 : 3 : 1 \rightarrow 12 : 3 : 1$ при доминантном и $9 : 3 : 3 : 1 \rightarrow 9 : 3 : 4$ – при рецессивном эпистазе. Биохимической основой эпистаза может быть многоэтапность процесса биосинтеза продукта, участвующего в формировании анализируемого признака, причем этапы данного процесса должны контролироваться разными генами. Аллели гена, контролирующего более ранние этапы процесса, будут эпистатировать над аллелями, контролирующими более поздние этапы.

Эпитоп – антигенная детерминанта, или взаимодействующая с антителом область клетки, макромолекулы. В сложных молекулярных комплексах имеется несколько эпитопов.

Эра в биологии (лат. аера – исходное число) – промежуток времени, в течение которого сформировалась эратема (*группа*); подразделяется на геологические периоды. Несколько эр объединяются в эон.

Эрлангер Джозеф (1874–1965) – американский физиолог, один из основоположников электрофизиологии. Основные труды ученого посвящены исследованию биоэлектрических явлений в нервной ткани. Работая в институте Джорджа Вашингтона, он, совместно с Г. Гассером, использовал новые усилители и усовершенствованные электронные осциллографы К. Брауна и установил закон прямой зависимости скорости проведения импульса от диаметра нервного волокна. Так, наиболее толстые волокна типа А проводили нервные импульсы со скоростью 5–100 м/с, волокна среднего диаметра типа В – со скоростью 3–14 м/с, а очень тонкие волокна типа С – со скоростью 0,3–3 м/с. При этом были выявлены различия в их функциях: самые толстые волокна передавали импульсы к скелетным мышцам, информация от внутренних органов проводилась по волокнам среднего калибра, а от болевых рецепторов – по самым тонким. Наличие их в одном и том же нерве объясняет сложный характер суммарного ответа этого нерва на его раздражение. В 1944 г. Дж. Эрлангер и Г. Гассер были удостоены Нобелевской премии *«за открытие, касающееся многочисленных функциональных различий между отдельными нервными волокнами»*.

Эрлих Пауль (1854–1915) – выдающийся немецкий иммунолог и химик, создатель медицинской иммунологии и основатель химиотерапии инфекционных болезней. П. Эрлих работал в различных областях медицины и биологии, но главным в его научной деятельности явилось раскрытие гуморального механизма антиинфекционного иммунитета, связанного с выработкой антител, губительно действующих на различные болезнетворные микробы и нейтрализующих их токсины. При этом ученый глубоко обосновал процесс образования антител и их взаимодействие с патогенными микробами, ввел в иммунологию множество терминов и понятий, ставших общепринятыми в науке. За все эти открытия в иммунологии в 1908 г. П. Эрлиху совместно с И.И. Мечниковым была присуждена Нобелевская премия.

Начиная с 1891 г. Эрлих начал разрабатывать методы лечения инфекционных больных с помощью химических веществ, способных фиксироваться на возбудителях и подавлять их жизнедеятельность. Вначале в практику лечения малярии им был внедрен метиленовый синий, а затем в терапию трипаномоза – трипанрот.

Мировую известность Эрлиху принесли работы по синтезу сальварсана и неосальварсана, благодаря которым стало возможным излечить сифилис и другие спирохетозы. Разработанную Эрлихом методику химических вариаций исходной структуры при синтезе микробицидного соединения впоследствии использовали для получения многих других антимикробных веществ, применяемых в настоящее время.

Этимология (*греч.* *etymon* – истина) – наука о происхождении и родстве слов в одном и том же и других языках.

Эукариоты – клетки, имеющие оформленное ядро, окруженное мембраной и делящиеся путем митоза и мейоза.

Эухроматин (*греч.* *eu* – хорошо, настоящий, *chroma* – цвет) – участки хромосом, сохраняющие деспирализованное состояние в покое ядре (*в интерфазе*) и спирализующиеся при делении клеток (*в профазе*); содержат большинство генов и потенциально способны к транскрипции. Эухроматин отличается от гетерохроматина меньшим содержанием метилированных оснований и блоков повторяющихся последовательностей ДНК, большим количеством негистоновых белков, менее плотной упаковкой хромосомного материала, что, как полагают, особенно важно для активности эухроматина и делает его потенциально более доступным для ферментов и транскрипции.

Эффект основателя – высокая частота встречаемости идентичных локусов как результат наследования от единого предка.

Эффект положения гена (ЭПГ) – изменение проявления активности гена при перемещении его в другой участок хромосомы. Различают два типа ЭПГ – стабильный и нестабильный.

Стабильный ЭПГ наблюдается при перемещении гена между эухроматиновыми участками хромосом, нестабильный ЭПГ – при его транслокации из эухроматина в гетерохроматин или наоборот.

Эффёкторы (*лат.* *effector* – создатель, творец) – исполнительные органы, деятельность которых вызывается рефлекторно (*в физиологии*); продукты обмена веществ, действующие на ферменты, повышая или понижая их активность (*в биохимии*); обыч-

но низкомолекулярные вещества, которые, соединяясь с репрессором, взаимодействуют с оператором (*в молекулярной генетике*).

Эфе́меры – однолетние травянистые растения, завершающие полный цикл развития за очень короткий и обычно влажный период времени (от 2–6 недель до 5–6 месяцев). Развиваются преимущественно ранней весной (февраль – май).

Эффе́рентный (*лат. efferens* – выносящий) – выносящий, выводящий, передающий импульсы от нервных центров к рабочим органам, например эфферентные (*центробежные*) нервные волокна.

Я

Явле́ние (фе́номен) – чувственное восприятие происходящего; явление развертывается во времени. Меняющееся во времени свойство и есть явление; периодически повторяющееся во времени явление – закономерность.

Ягода – сочный многосемянный плод, развивающийся из одного или нескольких сросшихся плодолистиков, образующих мясистый перикарпий, например у винограда, томата, банана.

Ядерный поровый комплекс – копирование (*репликация*) ДНК и синтез РНК в ядре. По другую сторону ядерной оболочки, в цитоплазме, рибосомы синтезируют множество белков, которые необходимы для нормального функционирования ядра. Встречный транспорт веществ между ядром и цитоплазмой не может осуществляться путем простой диффузии. Ключевую роль в обеспечении транспорта молекул между ядром и цитоплазмой играют ядерные поровые комплексы – basket-структуры, похожие на баскетбольные корзины, через которые проникают жизненно важные вещества. В мембране ядра насчитывается около 5 тыс. поровых комплексов. Во время деления клетки оболочка ядра не «растворяется», а разбирается и превращается в компоненты эндоплазматического ретикулума, поры становятся отдельными белковыми компонентами, которые уходят в глубь клетки. Новые поровые комплексы формируются из так называемых окончатых мембран. Они представляют собой часть эндоплазматического ретикулума и состоят из гладких цистерн и пороподобных комплексов, морфологически и биохимически сходных с ядерными поровыми комплексами.

Ядро́ – важнейшая структура эукариотической клетки. Имеет округлую форму, в которой различают ядерную оболочку, хроматин и ядрышко (*см.* Нуклеоплазма).

Ядро отделено от цитоплазмы двойной мембраной, называемой *ядерной оболочкой*, изолирующей репликацию ДНК и синтез РНК от рибосом цитоплазмы, где в ходе трансляции наследственная информация реализуется в виде молекул белка. *Хроматином* называют глыбки, гранулы и сетевидные структуры хромосом, состоящие из ДНК и белков. При этом хроматин в одних участках хромосом может находиться в конденсированном состоянии, а в других – в разреженном, что проявляется полихромией (*многоцветностью*), т.е. разные участки хромосом неодинаково хорошо окрашиваются.

Интенсивно окрашивающийся красителями уплотненный хроматин называют *гетерохроматином*. Он располагается преимущественно по периферии ядра и вокруг ядрышек и отличается тем, что не содержит генов. Типичным гетерохроматином, в частности, является половой хроматин, или тельце Барра (*инактивированная X-хромосома*), содержащийся в соматических клетках женского организма. Транскрипционно активный, плохо окрашивающий хроматин, локализующийся в более светлых участках ядра, называют *эухроматином*. Клеточное ядро человека содержит ДНК, которая в соматических клетках находится в 23 парах хромосом (*диплоидный набор*: ♂ – $22 \cdot 2 + XY$, ♀ – $22 \cdot 2 + XX$). В диплоидном наборе хромосом человека содержится приблизительно около 60 тыс. генов.

Ядрышко – обособленная область ядра, где синтезируется рибосомная РНК. Форма и размер ядрышка сильно изменяются в зависимости от фазы клеточного цикла. С началом митоза оно всегда уменьшается, а затем, по мере возрастания конденсации хроматина и прекращения синтеза всех типов РНК, постепенно исчезает. Так как в клетках человека гены рРНК локализованы на концах пяти пар хромосом (13, 14, 15, 21, 22), то сразу после митоза в каждой из них образуется 10 маленьких ядрышек, которые быстро сливаются в одно большое. Гены ядрышек, детерминирующие рРНК, находятся в больших петлях ДНК, которые называют *ядрышковыми организаторами*. Синтезированная в них рРНК связывается с рибосомными белками с образованием большой и малой субъединиц. Полное созревание рибосом происходит в цитоплазме после их выхода из ядра.

Ядрышковый организатор – область хромосомы, содержащая гены, кодирующие рРНК.

Язык – система знаков, служащая средством человеческого общения, мышления и выражения; любая знаковая система, на-

пример язык генетического кода или математики; мышечный орган в анатомии. Язык реализуется и существует в речи. С его помощью осуществляются мышление и познание мира. В языке объективизируется самосознание личности. Язык является специфически социальным средством хранения и передачи информации, а также управления человеческим поведением.

Ялоу Розалин Сасмен (1921) – американский физик и медик. Основные научные исследования посвящены радиоиммунологическому определению инсулина, паратиреоидного гормона, гастрина и кортикотропина в тканях эндокринных желез и в крови. В 1977 г. получила Нобелевскую премию «за усовершенствование радиоиммунологических методов определения пептидных гормонов» в равных долях с Р. Гийменом и Э. Шалли, которых наградили «за исследование процессов выделения гормонов в мозге». Для более глубокого понимания заслуг лауреатов необходимо отметить, что в основании мозга, над гипофизом, расположен гипоталамус, который, выделяя в кровь так называемые рилизинг-факторы (РФ), стимулирует или ингибирует секрецию его гормонов гипофиза. Концентрация РФ в сыворотке крови в 10 млн раз меньше, чем концентрация других белковых веществ. Неудивительно, что для получения их в чистом виде Р. Гиймену и Э. Шалли потребовалось 15 лет. Обнаружить РФ, которые представляют собой пептиды (*соединения из нескольких аминокислот*), с помощью химических методов было очень трудно или даже невозможно. В 1960 г. С. Берсон и его ученица Р. Ялоу начали использовать радиоиммунологический анализ (РИА), избрав в качестве метки гормонов-пептидов изотоп ^{125}I в очень малых концентрациях (*пкг/мл*). В 1970 г. С. Берсон умер, но Р. Ялоу упорно продолжала исследования и довела дело до успешного конца. Разработка РИА явилась поворотным моментом в развитии иммунохимических методов анализа, положила начало целой серии методов с использованием различных меченых соединений.

Ярус – элемент, т.е. составная часть вертикальной структуры растительного сообщества, проявляющийся в том случае, когда сообщество образовано резко отличающимися по высоте жизненными формами. Распределение растений по надземным ярусам связано с количеством света, которое определяет температурный режим и влажность в растительном сообществе на различной высоте над поверхностью почвы. В смешанных лесах выделяются следующие ярусы: древостой, подлесок, травяной или травяно-кустарничковый, ярус мхов и почвенных лишайников.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Анохин Петр Кузьмич	28
Бабеш Виктор	43
Балтимор Дейвид	44
Безредка Александр Михайлович	44
Бейеринк Мартин Виллем	44
Бенасерраф Барух	46
Беринг Эмиль Адольф	46
Бернар Клод	47
Бехтерев Владимир Михайлович	47
Бёрнет Фрэнк Макфарлен	48
Бламберг Барух	57
Борде Жюль	61
Броун Роберт	62
Брюс (Брус) Дейвид	62
Бэр Карл Максимович	63
Бюффон Жорж Луи Леклерк	63
Вавилов Николай Иванович	64
Ваксман Зельман	64
Введенский Николай Евгеньевич	65
Везалий Андреас	66
Вейсман Август	66
Вернадский Владимир Иванович	68
Виноградский Сергей Николаевич	69
Вирхов Рудольф	70
Гален Клавдий	77
Галилей Галилео	77
Гамалея Николай Федорович	78
Гарвей Уильям	78
Гаффки Георг	79
Геккель Эрнст	80
Гексли Томас Генри	80
Гельмгольц Герман Людвиг Фердинанд	80
Гёте Иоганн Вольфганг	99
Гиппократ	102
Дарвин Чарльз Роберт	110
Декарт Рене	114
Дженнер Эдуард	117

Догель Валентин Александрович	123
Докучаев Василий Васильевич	123
Домагк Герхард	123
Доссе Жан	124
Дохерти Питер	125
Д'Эрелль Феликс	126
Ивановский Дмитрий Иосифович	135
Йерне Кай Нильс	143
Кеннон Уолтер Брэдфорд	146
Ковалевский Александр Онуфриевич	152
Кольцов Николай Константинович	154
Корнберг Артур	160
Кох Роберт	161
Кювье Жорж	164
Лаверан Альфонс	165
Ламарк Жан Батист	165
Левадити Константин	166
Левенгук Антони	166
Лейшман Уильям	166
Леонардо да Винчи	167
Леффлер Фридрих	167
Либих Юстус	168
Линней Карл	170
Листер Джозеф	170
Лоренц Конрад	171
Львов Андре Мишель	171
Макклиток Барбара	172
Медавар Питер Брайан	174
Менделеев Дмитрий Иванович	177
Мендель Грегор Иоганн	179
Месмер Франц	179
Мечников Илья Ильич	181
Морган Томас Хант	191
Николь Шарль	197
Омелянский Василий Леонидович	203
Павлов Иван Петрович	212
Павловский Евгений Никанорович	213
Парацельс	214
Пастер Луи	215
Полинг Лайнус Карл	225
Прузинер Стенли Бен	241
Рише Шарль Робер	255
Росс Роналд	255
Ру Эмиль	256
Северцов Алексей Николаевич	258
Селье Ганс	259
Серебровский Александр Сергеевич	260

Сеченов Иван Михайлович	260
Сильвиус Якобус	261
Скрябин Константин Иванович	265
Снелл Джордж Дейвис	265
Стенли Уэнделл Мередит	270
Темин Хоуард Мартин	272
Тимирязев Климент Аркадьевич	274
Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович	274
Уотсон Джеймс Дьюи	281
Ухтомский Алексей Алексеевич	283
Флеминг Александр	291
Фрейд Зигмунд	302
Цинкернагель Рольф	309
Чижевский Александр Леонидович	313
Шеррингтон Чарлз Скотт	314
Эдельман Джералд Морис	316
Эдриан Эдгар Дуглас	316
Экклс Джон	317
Эндерс Джон	322
Эрлангер Джозеф	328
Эрлих Пауль	328
Ялоу Розалин Сасмен	332

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
А–Я	5
Именной указатель	333

Справочное издание

Андреев Виктор Павлович
Павлович Сергей Александрович
Павлович Наталья Васильевна

БИОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

Редактор *А.В. Новикова*
Художественный редактор *Е.Э. Агунович*
Технический редактор *Н.А. Лебедев*
Корректор *Е.З. Липень*
Компьютерная верстка *Ю.Н. Трусевич*

Подписано в печать 14.02.2011. Формат 84×108/32. Бумага типографская № 2.
Гарнитура «Таймс». Офсетная печать. Усл. печ. л. 17,64. Уч.-изд. л. 19,12.
Тираж 1800. Заказ 433.

Республиканское унитарное предприятие «Издательство “Вышэйшая школа”».
ЛИ № 02330/0494062 от 03.02.2009. Пр. Победителей, 11, 220048, Минск.
e-mail: info@vshph.by <http://vshph.by>

Республиканское унитарное предприятие «Издательство “Белорусский Дом печати”».
ЛИ № 02330/0494179 от 03.04.2009. Пр. Независимости, 79, 220013, Минск.